

SÉRIE 779
N° D'ORDRE : 1563

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madame Fernand MOREAU

1^{re} THÈSE. — LES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES URÉDINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22 décembre 1914, devant la Commission d'Examen.

MM. DASTRE.	<i>Président.</i>
MICHEL.	} <i>Examineurs.</i>
DANGEARD.	

POITIERS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'IMPRIMERIE ET DE LIBRAIRIE

(ANCIENNE LIBRAIRIE LECÈNE, OUDIN ET C^{ie})

6 et 8, rue Henri-Oudin

—
1914

SÉRIE 779
N° D'ORDRE : 1563

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Madame Fernand MOREAU



1^{re} THÈSE. — LES PHÉNOMÈNES DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES URÉDINÉES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 décembre 1914, devant la Commission d'Examen.

MM. DASTRE.	<i>Président.</i>
MICHEL.	} <i>Examineurs.</i>
DANGEARD.	

POITIERS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'IMPRIMERIE ET DE LIBRAIRIE

(ANCIENNE LIBRAIRIE LECÈNE, OUDIN ET C^{ie})

6 et 8, rue Henri-Oudin

1914



Digitized by the Internet Archive
in 2026

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen P. APPELL, *Professeur*, Mécanique analytique et Mécanique céleste.

Doyen honoraire . . . G. DARBOUX. — Géométrie supérieure.

Professeurs honoraires } Ch. WOLF.
J. RIBAN.

Professeurs LIPPMANN. Physique
BOUTY. Physique.
BOUSSINESQ. Phys. mathém. et calcul des probabilités.
PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Y. DELAGE. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
Gaston BONNIER . . . Botanique.
DASTRE Physiologie.
KÖNIGS Mécanique physique et expérimentale.
VÉLAIN Géographie physique.
GOURSAT. Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER. Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.)
JANET. Physique. —
WALLERANT. Minéralogie.
ANDOYER. Astronomie.
PAINLEVÉ. Mécanique rationnelle.
HAUG. Géologie.
HOUSSAY. Zoologie.
H. LE CHATELIER. . . Chimie.
Gabriel BERTRAND. . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE. Physique générale.
CAULLERY. Zoologie (Evolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ. Chimie appliquée.
G. URBAIN. Chimie
Émile BOREL Théorie des fonctions.
MARCHIS. Aviation.
Jean PERRIN. Chimie physique.
G. PRUVOT. Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
MATRUCHOT. Botanique.
ABRAHAM. Physique.
CARTAN Calcul différentiel et calcul intégral.
Cl. GUICHARD Mathématiques générales.
MOLLIARD Physiologie végétale.
N... Application de l'analyse à la géométrie.
N... Histologie.

Professeurs adjoints . . . PUISEUX. Mécanique et astronomie
LEDUC. Physique.
MICHEL Minéralogie
HÉROUARD Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie.
Rémy PERRIER. Zoologie (Enseignement P. C. N.).
COTTON. Physique.
LESPIEAU. Chimie.
GENTIL Pétrographie.
SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.).
PEREZ. Zoologie (Evolution des êtres organisés).

Secrétaire D. TOMBECK.

Le travail que nous présentons ici a été fait dans le Laboratoire de M. Dangeard et sous sa bienveillante direction. Nous remercions M. Dangeard d'avoir attiré notre attention sur cette famille des Urédinées si intéressante par les formes spéciales qu'y revêtent les problèmes de la sexualité. Nous le prions d'agréer l'expression de notre reconnaissance pour l'hospitalité que nous avons reçue dans son Laboratoire et pour les conseils qu'il a bien voulu nous donner au cours de nos recherches.

LES PHÉNOMÈNES

DE LA

Sexualité chez les Urédinées

INTRODUCTION

Un des traits les plus caractéristiques de la reproduction chez les Champignons est la très grande diversité de leurs appareils de fructification. Nulle part ce polymorphisme des appareils reproducteurs n'est réalisé d'une manière aussi remarquable que chez les Urédinées. On sait, en effet, depuis les travaux classiques de Tulasne et de de Bary, qu'une Urédinée complète possède et produit successivement des *spermogonies*, des *écidies*, des *urédosores*, des *téleutosores*. Chacun de ces sores donne naissance à des spores désignées respectivement sous les noms de *spermaties*, *écidiospores*, *urédospores*, *téleutospores*. Les téleutospores, en germant, donnent naissance à un promycélium qui porte une cinquième sorte de spores qu'on appelle *sporidies*. Ces diverses fructifications se succèdent d'une manière régulière, toujours dans le même ordre : à un stade écidien dont le mycélium ne peut normalement produire que des spermaties et des écidiospores succède un stade téleutosporifère dont le mycélium provenant de la germination des écidiospores ne peut porter que des urédospores et des téleutospores. Certaines espèces, dites *autoxènes*, accomplissent tout leur déve-

loppement sur une seule plante nourricière ; les écidiospores de certaines autres, dites *hétéroxènes*, sont incapables de germer sur l'hôte qui les a produites : elles ne germent que sur un deuxième hôte qui porte les urédospores et les téléutospores ; les sporidies, issues de la germination de ces dernières, assurent l'infection de l'hôte écidien.

Cesont les recherches de de Bary (1865-1866) qui nous ont appris la nécessité de deux hôtes pour le développement complet du *Puccinia graminis*. De Bary établit scientifiquement que le Champignon parasite du Blé, *Puccinia graminis*, semé sur l'Epine-Vinette reproduisait l'*Æcidium Berberidis*. *Puccinia graminis* et *Æcidium Berberidis* étaient considérés avant de Bary comme appartenant à des Champignons distincts.

La démonstration par de Bary de l'existence de l'hétéroxénie a été le point de départ de nombreuses recherches sur les Urédinées. Elles ont permis de reconnaître de nombreux cas d'hétéroxénie ; elles ont montré, en outre, que toutes les Urédinées ne possèdent pas tous les appareils de fructification que nous avons cités plus haut, qu'il existe des Urédinées incomplètes dont le développement est raccourci. Par contre, il est des Urédinées dont le cycle est allongé : il arrive que le mycélium issu d'une spore déterminée donne naissance à des spores de la même espèce ; il y a un redoublement, une répétition des stades.

Le mycélium qui parasite une plante ne provient pas toujours d'une infection récente : beaucoup de mycéliums d'Urédinées contractent avec leur hôte une association durable ; ce sont des *mycéliums pérennants*. Eriksson (1897) croit même qu'une association plus intime se fait dans certains cas entre l'Urédinée et la plante attaquée, le mycélium du parasite perdant ses caractères mycéliens et prenant à l'intérieur des tissus de l'hôte la forme d'un protoplasma nu ou *mycoplasma*.

En raison du polymorphisme de leurs appareils de repro-

duction, en raison aussi de la possibilité pour certaines d'entre elles de persister à l'intérieur des plantes qu'elles envahissent les Urédinées sont susceptibles de causer à nos cultures de grands dommages ; on comprend donc tout l'intérêt qui s'attache à leur étude au point de vue pratique.

L'importance de leur étude n'est pas moindre au point de vue théorique. Elles ont contribué grandement, comme nous allons le voir, à faire connaître les phénomènes de la sexualité chez les Champignons. Toutes les théories relatives à la sexualité de ces végétaux ont cherché dans l'étude des Urédinées un appui et il en est d'autres qui y ont trouvé leur origine.

Toute une école de mycologues considère que la fécondation chez bon nombre de Champignons s'effectue au moyen d'organes de dissémination facile désignés par Tulasne (1851) du nom de spermaties et considérés souvent comme des gamètes mâles. Toute une théorie de la sexualité des Champignons et de la phylogénie des Champignons supérieurs est fondée sur cette attribution d'un caractère sexuel aux spermaties.

La possession par les Urédinées de spermaties auxquelles était dévolu un caractère de cellules mâles entraîne un rapprochement entre les Urédinées, et d'une façon générale les Champignons à spermaties, d'une part, et, d'autre part, les Algues Floridées également pourvues de spermaties. Chez les Floridées les spermaties ou gamètes mâles fécondent les gamètes femelles par l'intermédiaire de trichogynes ; le trichogyne des Floridées fut par suite recherché chez les Champignons : des organes variés furent interprétés comme tels et en particulier chez les Urédinées Blackman (1904) considéra comme trichogyne une petite cellule détachée à l'extrémité de chaque hyphe de la couche palissadique de la jeune écide avant la duplication des noyaux. La cellule que le trichogyne surmonte est considérée dans cette conception comme une cellule femelle, cependant la spermatie

ne la féconde pas : spermaties et trichogynes sont des organes vestigiels et la reproduction sexuelle est assurée par les seuls gamètes femelles. La possession par les Urédinées de spermaties et de trichogynes même désuets paraît aux yeux des partisans de cette théorie l'un des arguments les plus importants en faveur d'une reproduction sexuelle des Champignons supérieurs par spermaties et en faveur de leur origine aux dépens des Floridiées.

C'est cependant de l'étude de cette même famille des Urédinées qu'est née en 1893 une manière toute nouvelle d'envisager la sexualité chez les Champignons. En étudiant les caractères histologiques des Urédinées Dangeard et Sappin-Trouffy (1893) observèrent que la jeune téléospore renferme deux noyaux qui se fusionnent dans la téléospore adulte. Ils considérèrent cette fusion de noyaux comme une fécondation et cette découverte, féconde par le nombre et l'importance des travaux qu'elle a suscités en même temps que par les controverses auxquelles elle a donné lieu, marque l'une des dates les plus importantes de l'histoire de nos idées sur la sexualité des Champignons.

Pour Dangeard et Sappin-Trouffy la fusion des noyaux qui se passe dans la téléospore est homologue de la fusion des noyaux qui, chez les animaux et les plantes supérieures, accompagne la fusion des gamètes. Cette assimilation n'a pas été acceptée sans discussion. Si l'on peut comparer la fusion des noyaux dans la téléospore et la fusion des noyaux de deux gamètes d'un animal supérieur les deux phénomènes ne sont pourtant identiques ni dans leurs prémisses ni dans les événements qui les suivent : en effet, la fusion des noyaux chez un animal supérieur est précédée immédiatement par la réduction chromatique ; chez les Urédinées, au contraire, la réduction chromatique suit immédiatement la fusion des noyaux. Cette objection est sans valeur aux yeux de Dangeard car il existe des êtres inférieurs (Chlamydomonadinées par exemple) où la réduction

chromatique suit immédiatement la fécondation et où pourtant la fusion des noyaux constitue un cas incontesté de reproduction sexuelle.

Chez les animaux et chez les plantes supérieures la fusion des noyaux est précédée d'une fusion de deux cellules ; c'est à l'ensemble des deux phénomènes, fusion cellulaire, fusion nucléaire, qu'on donne généralement le nom de phénomène sexuel. Chez les Urédinées la fusion cellulaire ne prélude pas immédiatement à la fusion des noyaux, il faut la rechercher à une période très antérieure de l'histoire de la plante.

C'est à Sappin-Trouffy que nous devons la plupart de nos connaissances sur les phénomènes cytologiques dont les Urédinées sont le siège au cours de leur cycle évolutif. Dans une Note préliminaire (1896 ¹), suivie d'un Mémoire étendu (1896 ²) comprenant l'étude d'un très grand nombre de formes, Sappin-Trouffy établit qu'il existe chez les Urédinées deux sortes de mycéliums caractérisés par le nombre des noyaux que renferment leurs cellules : l'un, capable de produire des spermogonies et des écidies, est formé de cellules à un seul noyau ; l'autre, producteur d'urédosores et de téléutosores, est un mycélium à cellules binucléées. Ces données de Sappin-Trouffy ont été confirmées par Maire (1902) et tous les auteurs suivants. Les deux mycéliums alternent dans le cycle évolutif de l'Urédinée ; cette alternance coïncide avec l'alternance des hôtes chez les Urédinées hétéroxènes.

Le passage de l'état uninucléé à l'état binucléé et le passage inverse comportent pour l'Urédinée deux sortes de phénomènes : c'est, d'une part, une duplication de noyaux à la base de l'écide et, d'autre part, le phénomène inverse qui assure le retour à l'état uninucléé, à savoir la fusion des noyaux dans la téléutospore.

Les travaux de Blackman (1904¹), Christman (1905), Blackman et Fraser (1906), Olive (1908¹), von Kurssanow

(1910), Dittschlag (1910), Hoffmann (1912), Fromme (1912), Pavolini (1910, 1912) nous ont renseignés sur la façon dont se fait la duplication des noyaux : dans le cas le plus général elle consiste en une fusion de deux cellules uninucléées amenant la rencontre de deux noyaux dans une cellule unique.

Il y a donc chez les Urédinées dissociation des phénomènes que l'on considère chez les animaux et les plantes supérieures comme constituant dans leur ensemble la reproduction sexuelle : il y a, d'une part, fusion de cellules à la base de l'écide ; d'autre part, fusion de noyaux dans la téléutospore.

Nous avons vu que c'est ce dernier phénomène qui constitue aux yeux de Dangeard le phénomène essentiel de la reproduction sexuelle. D'autres mycologues placent au contraire le phénomène capital de la reproduction sexuelle à la base de l'écide, à l'origine du tronçon binucléé ; ce n'est pas qu'ils attachent à la fusion cellulaire et au mélange des protoplasmes une importance plus grande qu'à la fusion des noyaux mais ils portent le plus grand intérêt au nombre total de chromosomes que renferment les cellules à chaque moment du cycle évolutif. Avec Vuillemin et Maire, ils comparent l'alternance des tronçons uninucléé et binucléé des Urédinées à l'alternance des gamétophyte et sporophyte des plantes supérieures. Chez ces dernières on passe du sporophyte au gamétophyte par une réduction chromatique, du gamétophyte au sporophyte par une fusion de noyaux qui entraîne une duplication du nombre des chromosomes renfermés dans la cellule ; pour Vuillemin et Maire cette fusion n'est pas identique à la fusion de noyaux des Urédinées qui prélude au contraire à la réduction du nombre des chromosomes ; le phénomène comparable à la fusion des noyaux des plantes supérieures, le phénomène qui double le nombre des chromosomes que renferment les cellules prend place chez les Urédinées complètes à la base de l'écide. Dans

le langage de Vuillemin et Maire le mycélium écidiosporifère relève de l'haplophase, le mycélium téléutosporifère de la diplophase. Le passage de l'haplophase à la diplophase se fait par une « karyogamie » comparable à la karyogamie des plantes supérieures et le phénomène inverse, la fusion des noyaux dans la téléutospore, devient une « karyomixie ». Nous aurons à discuter ces différentes appellations et assimilations, retenons pour le moment qu'il y a deux manières d'envisager la fécondation actuelle chez les Urédinées : 1° dans la téléutospore, 2° lors de la duplication des noyaux.

Nous n'avons pas à insister sur les observations de Massee (1888) qui voit à la base de l'écide un phénomène de fécondation entre oogone et anthéridie ni sur celles de Richards (1896) d'après lesquelles l'écidie viendrait du développement d'un hyphé large, les recherches ultérieures n'ayant pas confirmé les observations de ces deux auteurs. Par contre nous envisagerons la possibilité d'une fécondation ancienne par spermaties car si on ne croit plus aujourd'hui chez les Urédinées à une fécondation effective par leur intervention certains auteurs y voient encore des organes mâles désuets aujourd'hui non fonctionnels.

Notre travail se divise donc naturellement en trois parties :

Nous étudierons dans la première les phénomènes de duplication des noyaux à la base de l'écide chez les Urédinées complètes, à la base d'autres sores chez les Urédinées sans écides.

Dans la deuxième partie nous étudierons la fusion des noyaux dans la téléutospore et les phénomènes ultérieurs de réduction chromatique.

Une troisième partie sera relative à la question des spermaties.

PREMIÈRE PARTIE

LA CYTOGAMIE ET LA DUPLICATION DES NOYAUX

L'unité biologique si fréquemment réalisée chez les animaux et chez les plantes supérieures, la cellule dont le protoplasme renferme un noyau, ne se rencontre qu'assez rarement chez les Champignons ; chez la plupart d'entre eux le protoplasme renferme des noyaux multiples : on trouve parfois un petit nombre de noyaux par article mais souvent, dans les formes inférieures surtout, un très grand nombre de noyaux. A côté de ces deux structures, structure uninucléée, structure cénocytique, il y a place chez les Champignons pour un autre mode d'équilibre entre le protoplasme et les éléments nucléaires : dans certaines cellules le protoplasme renferme deux noyaux dont le nombre se maintient constant pendant de nombreuses générations. Ces deux noyaux situés dans le même protoplasme, c'est-à-dire placés dans le même milieu, subissent à la fois les mêmes influences, présentent en même temps les mêmes phénomènes, en particulier se divisent simultanément et cette simultanéité dans les phénomènes qu'ils présentent a fait croire qu'il y avait entre ces noyaux autre chose que des rapports de voisinage dus au hasard d'une rencontre au sein d'un protoplasme et qu'il existait entre eux des liens assez étroits pour que l'ensemble des deux noyaux puisse être considéré comme une unité nucléaire. La notion de cette unité nucléaire a reçu une force nouvelle le jour où R. Maire (1900²) lui imposa

un nom, celui de synkaryon, remplacé depuis (1912) par celui de dikaryon. Nous aurons à discuter ultérieurement la question de l'assimilation des deux noyaux réunis à une unité nucléaire mais nous pouvons sans inconvénient adopter le nom de dikaryon proposé par Maire pour désigner les deux éléments nucléaires réunis dans une même cellule ; par suite, le nom de dikaryocyte désignera la cellule renfermant un dikaryon.

De tels dikaryocytes ne se rencontrent pas seulement chez les Champignons, on en connaît aussi chez les animaux où les Crustacés du genre *Cyclops* unissent pendant quelque temps sans les fusionner leurs *pronuclei* mâle et femelle ; ceux-ci se divisent simultanément un certain nombre de fois avant qu'une fusion ait lieu (Häcker, 1892 ; Ruckert, 1895). Chez les Protozoaires les dikaryocytes se rencontrent beaucoup plus fréquemment et malgré le petit nombre de recherches auxquelles ils ont donné lieu ils paraissent avoir une importance beaucoup plus grande que chez les animaux supérieurs car il en est chez qui la plus grande partie du cycle évolutif, sinon le cycle évolutif tout entier, comprend des cellules binucléées. C'est le cas, parmi les Rhizopodes, de l'*Amœba binucleata* (Schaudinn, 1895), de l'*Amœba diploïdea* (Hartmann et Nägler, 1909) et de l'*Arcella vulgaris* (Dangeard, 1903²) ; parmi les Flagellés, du *Trepomonas agilis* (Dangeard, 1903¹), sans parler des « *Binucleata* » d'Hartmann (1907) qui renferment, non sans conteste, deux noyaux de rôle différent et qui rappellent par la différence de taille de ces noyaux les cellules binucléées qui constituent chez les Algues les *Binuclearia* de Wittrock (1887^{1, 2}). Mais nulle part la structure régulièrement binucléée ne prend une aussi grande importance que chez les Champignons par le grand nombre des cas où on la sait réalisée :

C'est ainsi que chez plusieurs Ascomycètes des cellules binucléées naissent au cours du développement de l'ascogone, que chez les Basidiomycètes le carpophore et souvent

une grande partie du mycélium sont formés de cellules binucléées, que chez certaines Ustilaginées presque toutes les cellules sont des dikaryocytes, enfin que chez les Urédinées une partie importante du cycle évolutif comporte des cellules à deux noyaux.

La première indication d'une structure binucléée chez les Urédinées remonte à Schmitz (1879) qui signale deux noyaux dans le mycélium et les urédospores de *Coleosporium Campanulæ*. Rosen (1892) confirme la présence de deux noyaux dans les urédospores des Urédinées par l'étude de *Puccinia asarina* et *Uromyces Pisi* ; il observe que les écidiospores et les téléutospores sont également binucléées. Dangeard et Sappin-Trouffy (1893) puis Poirault et Raciborski (1895) retrouvent cette structure binucléée ; Dangeard et Sappin-Trouffy (1895) décrivent la division simultanée des noyaux ; enfin Sappin-Trouffy (1896^{1, 2}) décrit le cycle évolutif complet des Urédinées : il reconnaît que d'une façon régulière au cours du développement d'une Urédinée complète le mycélium devient binucléé à la base de l'écide et que la structure binucléée se maintient dans les écidiospores, dans le mycélium issu de leur germination, dans les urédospores et les téléutospores. Là, une fusion de noyaux intervient qui marque la fin du tronçon binucléé. L'origine du tronçon binucléé qui fait l'objet de la présente partie de notre travail prend donc place dans les Urédinées complètes à la base du sore écidien et nous devons nous demander quels sont les phénomènes qui assurent la substitution de la structure binucléée à la structure uninucléée.

Trois sortes de phénomènes se rapportant à la naissance du tronçon binucléé des Urédinées ont été successivement décrits ; ce sont : 1° des divisions de noyaux non suivies de cloisonnement cellulaire, 2° des phénomènes de migration nucléaire, 3° des phénomènes de cytogamie.

Le premier procédé a été indiqué par Maire (1900¹, 1902) pour *Endophyllum Sempervivi* et *Puccinia Buni* : les cel-

lules terminales uninucléées des hyphes du stroma sous-écidien divisent leur noyau sans former de cloison ; il résulte de là des articles binucléés qui donnent naissance aux cellules-mères des écidiospores.

En 1904 Blackman, étudiant le développement de l'écidie de *Phragmidium violaceum*, reconnaît, qu'au contraire de l'opinion précédente, les deux noyaux qui se réunissent dans le premier dikaryocyte ne sont pas deux noyaux-frères ; ils sont d'origine différente. Pour Blackman la condition binucléée naît d'une « végétative fertilization » consistant en la migration du petit noyau d'une cellule végétative ordinaire dans une cellule spéciale allongée, « fertile cell » ou « female cell, » contenant un noyau plus gros. Les cellules de la partie supérieure du stroma qui va donner naissance à la jeune écidie s'allongent perpendiculairement à la surface de l'épiderme de la plante hôte ; chacune d'elles se divise en deux par une cloison transversale : la cellule supérieure est une « sterile cell » qui dégénère, la cellule inférieure est la « fertile cell » qui devient binucléée, s'accroît et donne une série de cellules-mères d'écidiospores binucléées.

Christman (1905) retrouve chez *Phragmidium speciosum* et *Cæoma nitens* les cellules stériles et les cellules fertiles de Blackman, mais il n'observe pas de migration nucléaire dans les cellules fertiles. Pour Christman la duplication des noyaux se fait par l'union de deux cellules fertiles placées côte à côte ; il y a disparition de la paroi commune et par suite réunion de leurs deux noyaux dans un protoplasma commun.

Les observations de Maire n'ont pas été confirmées. Maire lui-même (1911) reprenant l'étude du *Puccinia Buni* constate que le dikaryocyte paraît se former dans cette espèce par fusion de deux cellules selon le procédé de Christman.

Des migrations nucléaires ont été retrouvées depuis Blackman par un certain nombre d'auteurs mais elles ont

été interprétées par eux comme de nature pathologique : Christman (1907) en a observé dans le mycélium à cellules binucléées de *Puccinia Podophylli*. Il a constaté, d'autre part, ainsi que von Kurssanow (1910) et Fromme (1912), que les migrations nucléaires coexistent souvent avec des conjugaisons cellulaires. Celles-ci semblent être le mode le plus général de la duplication des noyaux car de nombreux cas de cytogamie ont été signalés chez des Urédinées variées : Olive (1908¹) en a rencontré chez *Triphragmium ulmariae*, *Gymnoconia interstitialis*, *Phragmidium Potentillæ-canadensis* ; von Kurssanow (1910) chez *Puccinia peckiana* ; Dittschlag (1910) chez *Puccinia Falcariæ* ; Fromme (1912) chez *Melampsora Lini* ; Hoffmann (1912) chez *Endophyllum Sempervivi* ; Pavolini (1910, 1912) chez *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* (1). Dans ces divers cas la fusion cellulaire a lieu le plus souvent entre deux cellules identiques placées côte à côte comme l'a indiqué Christman mais les deux cellules qui se fusionnent présentent parfois des différences et se montrent diversement placées l'une par rapport à l'autre.

Blackman et Fraser (1906) ont retrouvé des migrations nucléaires à la base des écidies de l'*Uromyces Poæ* et du *Puccinia Poarum* ; ils maintiennent que dans ces deux espèces le premier dikaryocyte a pour origine une migration nucléaire sans aucun phénomène de fusion cellulaire mais ils observent dans le cœoma de *Melampsora Rostrupi* des conjugaisons par paires de cellules égales analogues à celles décrites par Christman, aussi donnent-ils un rang égal à la migration nucléaire, ou « partial cell fusion », et à la fusion de deux cellules égales comme modes d'origine de la condition binucléée chez les Urédinées.

(1) L'*Æcidium* sur Anémone étudié par Pavolini n'est sans doute pas différent de l'*Æcidium leucospermum* (= *Ochropsora Sorbi*) ; il a été rapporté à tort au *Puccinia fusca* qui est dépourvu d'écidies (Fischer, 1904.)

Olive (1908^{1,2}) concilie d'ailleurs les deux procédés en considérant que si la disparition de la cloison mitoyenne se fait d'une manière incomplète il en résulte un pore étroit à travers lequel un noyau émigre.

Il ressort donc des études précédentes qu'il y a chez les Urédinées complètes à la base de l'écidie des phénomènes de fusion de cellules ou de migration nucléaire qui assurent la réunion dans une même enveloppe cellulaire de deux noyaux jusque-là séparés.

Des phénomènes analogues interviennent dans le cas des Urédinées où le stade écidien fait défaut à la base des sores à téléutospores ou des sores à urédospores.

Maire (1899) retrouve une formation de dikaryon par manque de cloisonnement à la suite d'une division nucléaire à la base des téléutosomes d'une hypo-forme, *Puccinia Liliacearum*.

Christman (1907) décrit des fusions de cellules identiques à la base de l'urédo primaire de *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, une brachy-forme.

Olive (1908¹) voit à la base des téléutosomes d'une micro-forme, *Puccinia transformans*, la cellule terminale d'un hyphe se fusionner avec l'avant-dernière cellule d'un autre.

Enfin Werth et Ludwigs (1912) observent une fusion de cellules accompagnée d'une migration nucléaire à la base des téléutosomes d'une autre micro-forme, *Puccinia Malvacearum*.

Les phénomènes révélés par Blackman et par Christman présentent au point de vue historique un intérêt spécial, celui d'avoir attiré l'attention des histologistes sur l'origine de la condition binucléée chez les Urédinées. Ils ont déterminé déjà un grand nombre de recherches précises sur la cytologie de plusieurs espèces de ce groupe. Beaucoup d'autres restent à étudier au même point de vue; il faut, en effet, rechercher pour chaque espèce possédant un stade

écidien par quelle méthode s'établit la structure binucléée et pour les formes dépourvues de stade écidien à quelle époque du développement et par quelle voie la structure binucléée s'établit.

Dans un premier chapitre nous étudierons l'origine du tronçon binucléé et ses premiers développements chez quelques Urédinées pourvues d'écidies.

Dans un second chapitre nous envisagerons le cas de quelques Urédinées sans écidies.

Enfin nous aurons à nous demander jusqu'à quel point est justifiée l'assimilation des phénomènes de duplication des noyaux étudiés dans les chapitres précédents aux phénomènes sexuels ; ce sera l'objet du troisième chapitre.

CHAPITRE PREMIER

L'ORIGINE DU TRONÇON BINUCLÉÉ A LA BASE DE L'ÉCIDIE.

Nous venons de voir que dans tous les cas connus jusqu'ici les Urédinées en possession d'un stade écidien présentent comme prélude à la formation de leurs écidies des phénomènes de duplication de noyaux. Avant d'étudier ces phénomènes il convient de définir d'une manière précise ce que nous entendons sous le nom d'écidies.

On réunit généralement sous ce nom deux sortes de fructifications formant leurs spores de la même façon : ce sont, d'une part, les écidies proprement dites, d'autre part, les *cæomas*.

Dans les deux cas les spores sont produites en files dans des sores par le jeu de cellules basales qui découpent à leur extrémité supérieure des cellules-mères de spores ; chacune de celles-ci se divise en deux cellules de taille inégale, une cellule supérieure plus grande, ou écidiospore, et une cellule inférieure plus petite, ou cellule intercalaire. Mais alors que dans les écidies proprement dites le sore est enveloppé dans une sorte de capsule dite pseudo-péridium cette formation manque dans les *cæomas*.

A cette définition de l'écidie fondée sur la structure morphologique de cet organe de fructification certains auteurs substituent une autre définition fondée sur la place qu'occupe dans le cycle évolutif l'appareil envisagé. Ainsi Sappin-Trouffy (1896²) considérant que chez *Coleosporium Senecionis* le cycle évolutif comprend d'abord une écidie vraie

sur le Pin (*Peridermium Pini*) puis une forme cæoma sur *Senecio vulgaris* donne à ce cæoma le nom d'urédosore en se fondant d'autre part sur l'absence de la forme urédo typique. Nous considérons que la forme cæoma sur *Senecio* constitue un redoublement du stade écidien dont la première forme se fait sur *Pinus*. C'est un cas banal de redoublement d'écidies dont on connaît d'autres exemples : ainsi dans le *Phragmidium subcorticium* le cæoma qui représente la forme écidienne peut être suivi de plusieurs générations de cæomas qui coexistent avec une forme urédo typique (Bandi, 1903).

D'autres auteurs font intervenir dans la définition de la forme écidienne le mode de germination des spores. C'est ainsi qu'ils considèrent les spores des *Endophyllum* nées dans des appareils identiques aux écidies les plus typiques comme des téléutospores parce qu'à la germination elles donnent naissance à un promycélium. Nous préférons réserver le nom d'écidies à tous les appareils semblables aux écidies typiques ou aux cæomas c'est-à-dire à des sores caractérisés par la présence de spores en files séparées par des cellules intercalaires. Avec cette définition un simple examen morphologique nous permettra de reconnaître une écidie. Une étude précise de la forme envisagée nous apprendra s'il s'agit d'une forme écidienne de première génération ou si elle résulte d'un redoublement et nous dira, s'il y a lieu, les particularités de la germination de ses spores. Toute autre manière de faire exigerait de la part du botaniste descripteur la connaissance complète du cycle évolutif de l'Urédinée à laquelle appartient le sore envisagé.

La duplication des noyaux à la base d'un sore ne lui confère pas pour nous la qualité d'écidie car quand plusieurs formes écidiennees se succèdent la première seule est précédée d'une duplication de noyaux ; d'autre part quand la forme écidienne manque la duplication des noyaux prend place ailleurs, à la base de ce que nous appelons des urédosores ou des téléutosores. C'est ainsi que l'urédo primaire de

Phragmidium Potentillæ-canadensis est pour nous un urédo typique qu'on ne doit pas assimiler, comme on le fait quelquefois, à un cæoma.

La structure cytologique des spores ne doit pas, à notre avis, entrer en ligne de compte dans la définition de l'écidie. Nous avons vu que toutes les écidiospores décrites par les auteurs possèdent deux noyaux, or nous possédons une forme écidienne à structure uninucléée; elle est tellement semblable par ailleurs aux écidies ordinaires des espèces voisines que nous lui maintenons le nom d'écidie en dépit des différences d'organisation nucléaire qu'elle présente avec elles.

Nous étudierons successivement dans ce chapitre une forme cæoma, le cæoma du *Phragmidium subcorticium*, une forme écidienne typique, l'écidie du *Puccinia Violæ*, enfin une forme écidienne aux celliales uninucléées empruntée au genre *Endophyllum* (1).

§ 1. — *Phragmidium subcorticium* (Schrank) Winter. Développement du cæoma.

Phragmidium subcorticium est un *Eu-Phragmidium* autotène. Il forme sur les feuilles des Rosiers depuis le printemps jusqu'à l'automne toutes les fructifications des Urédinées complètes. Son cycle de développement est parfois un cycle allongé car le cæoma qui représente le stade écidien peut être suivi d'une ou de plusieurs formes cæoma semblables à la première. Bandi (1903) a montré, en effet,

(1) Nous indiquons ici une fois pour toutes les techniques générales de coloration des noyaux que nous avons suivies :

Fixateurs : alcool absolu, alcool à 95°, Flemming (mélange faible), Merkel, picro-formol.

Colorants : Triple coloration de Flemming, Hématoxyline au fer de Heidenhain.

par le semis de cœomaspores sur divers *Rosa* que le mycélium qui résulte de leur germination peut donner naissance à de nouvelles cœomaspores. Bandi a observé ainsi jusqu'à quatre fois la répétition de la forme cœoma.

Nous étudierons ici un cœoma de première formation. On le distingue des cœomas de redoublement en ce que ces derniers naissent sur des mycéliums binucléés alors que le mycélium qui donne naissance au premier cœoma est à cellules uninucléées. C'est donc au cours du développement de ce premier cœoma que prennent place les phénomènes de duplication des noyaux (1).

On trouve à la fin du mois d'avril, parmi les cellules de la feuille de Rosier attaquée par le *Phragmidium subcorticium*, des filaments mycéliens aux cellules uninucléées qui forment des stromas producteurs de deux sortes de fructifications : les uns, situés sous la cuticule, donnent naissance à des spermogonies ; les autres, sous-épidermiques, à des écidies. Mais tandis que beaucoup de spermogonies sont déjà mûres les écidies qu'on trouve à côté sont à leurs premiers développements qu'une étude attentive nous a permis de suivre.

Aux endroits de la feuille où va se développer une écidie les hyphes du *Phragmidium* forment un massif de cellules uninucléées sous l'épiderme de la feuille (Pl. I, fig. 1). Les cellules mycéliennes les plus voisines de l'épiderme s'allongent perpendiculairement à lui et forment une couche palissadique de cellules uninucléées sous-épidermiques. Leur noyau se divise bientôt et cette division nucléaire est suivie d'une division cellulaire qui partage la cellule primitive en deux autres de tailles inégales : la cellule supérieure, dite

(1) Le matériel étudié a été récolté à Villeperdue (Indre-et-Loire) au printemps de 1913. *Phragmidium subcorticium* formait à la face inférieure des feuilles d'un rosier cultivé ses spermogonies et ses écidies. Spermogonies et écidies ont été suivies ultérieurement par les urédosores et les téléutosores.

cellule stérile, ou « sterile cell » de Blackman, est beaucoup plus petite que la cellule inférieure dite cellule basale ou « fertile cell » de Blackman (Pl. I, fig. 1, 2). Le plus souvent une seule cellule stérile est ainsi séparée à la partie supérieure de la cellule basale mais il arrive parfois, le plus souvent aux points de rencontre de deux cellules épidermiques, c'est-à-dire aux endroits où il y a de la place, que la cellule basale découpe à sa partie supérieure une seconde cellule stérile, parfois une troisième, parfois même une quatrième (Pl. I, fig. 3). Nous avons rencontré une fois un vrai sore de telles cellules stériles, un sore s'étendant sur toute la longueur de deux cellules épidermiques et ne comportant pas moins d'une vingtaine de rangées par coupe. Chaque rangée comprenait une cellule basale surmontée de deux ou trois cellules stériles, de trois le plus souvent ; dans l'intervalle séparant les deux cellules épidermiques quatre cellules stériles pouvaient être comptées (Pl. I, fig. 4).

Chez *Melampsora Lini* Fromme (1912) a signalé l'existence de deux couches de cellules stériles s'étendant d'une manière constante au-dessus des cellules basales. Pour Fromme les deux cellules stériles qui se trouvent au-dessus de chaque cellule basale proviennent de la division d'une cellule stérile unique. Chez le *Phragmidium subcorticium* que nous avons étudié toutes les cellules stériles naissent aux dépens des cellules basales qui découpent successivement à leur partie supérieure une, puis deux, trois et même quatre petites cellules. Le noyau de ces petites cellules reste petit, diminue de taille et disparaît. Dans les rangées de cellules stériles que nous avons observées, les premières cellules formées, aplaties contre l'épiderme, montrent un noyau dégénéré pendant que les dernières formées, qui avoisinent les cellules basales, montrent un noyau encore normal ; on peut suivre sur une même file tous les stades de la dégénérescence des noyaux stériles ; nous trouvons dans ce fait la preuve que ces cellules se sont détachées des cellules

basales et ne résultent pas de la division des cellules de la première couche stérile formée comme l'indique Fromme dans le *Melampsora Lini*.

La dégénérescence des noyaux est suivie ultérieurement de la dégénérescence des cellules stériles elles-mêmes : leur protoplasme, d'abord assez dense, devient vite vacuolaire et n'est bientôt plus représenté que par quelques traînées granuleuses. Dans un sore âgé on ne trouve plus aucune trace des cellules stériles.

Avant que la ou les cellules stériles disparaissent les cellules basales sont le siège d'un phénomène important qui assure le passage de l'état uninucléé à l'état binucléé : on observe des fusions par paires de cellules basales (Pl. I, fig. 5 et Pl. II).

Ce phénomène nous est attesté par les faits suivants :

1° On trouve des cellules basales à deux noyaux deux fois plus larges que les cellules uninucléées voisines (Pl. II, fig. 6, 17).

2° Elles se prolongent souvent à la partie inférieure par deux « jambes » continuées elles-mêmes par les cellules mycéliennes (Pl. II, fig. 3, 4, 5, 13, 14, 15).

3° Elles sont souvent surmontées de deux cellules stériles correspondant à deux cellules basales primitivement séparées (Pl. II, fig. 2 à 6).

4° Enfin on trouve fréquemment des vestiges de la paroi qui les séparait antérieurement (Pl. II, fig. 2, 4, 7, 13). Ces restes de parois se voient à la partie inférieure ; la dissolution de la membrane mitoyenne débute par la partie supérieure et se poursuit vers la base des cellules.

Nous n'avons rencontré aucune différence sensible entre les deux cellules qui se conjuguent. En général toutes les deux ont séparé des cellules stériles, il arrive cependant que des fusions se font entre une cellule surmontée d'une cellule stérile et la cellule basale voisine qui n'en a pas encore séparé (Pl. II, fig. 7).

Exceptionnellement nous avons observé des fusions de trois cellules (Pl. II, fig. 16).

Par suite de la disparition de la membrane mitoyenne les cellules basales passent de l'état uninucléé à l'état binucléé. Elles deviennent binucléées non parce qu'elles ont reçu d'une cellule voisine un noyau par suite d'un phénomène de migration nucléaire mais par simple disparition de la paroi qui séparait primitivement les deux cellules.

C'est là le processus le plus général de la formation des cellules binucléées chez le *Phragmidium subcorticium*. A côté de lui nous en avons observé un autre, beaucoup plus rare, à savoir la formation de cellules binucléées par disparition de la membrane entre une cellule basale et une cellule mycélienne sous-jacente (Pl. II, fig. 8, 9, 12, 17).

La cellule binucléée qui résulte de cette fusion cellulaire n'a pas une largeur supérieure à celle des cellules basales uninucléées ordinaires mais sa longueur est plus grande. Elle n'est surmontée que d'une seule cellule stérile ; ses noyaux sont généralement superposés au lieu d'être côte à côte ; enfin on trouve des vestiges de la cloison transversale qui séparait autrefois les deux cellules voisines.

De telles fusions semblent parfois avoir lieu non entre une cellule basale et la cellule inférieure appartenant au même filament mycélien mais entre une cellule basale et une cellule inférieure quelconque ne la prolongeant pas (Pl. II, fig. 10).

L'état binucléé est donc atteint chez le *Phragmidium subcorticium* par un phénomène de cytogamie consistant en la fusion de deux cellules basales palissadiques contiguës — c'est le cas de beaucoup le plus fréquemment réalisé — ou en la fusion d'une cellule basale et d'une cellule inférieure diversement placée par rapport à elle.

Les cellules basales, devenues binucléées par les processus que nous venons de voir, recommencent à fonctionner comme elles le faisaient avant la duplication de leurs

noyaux : leurs deux noyaux se divisent simultanément ; les cellules elles-mêmes se cloisonnent et détachent à leur partie supérieure de courtes cellules en files produites dans le même ordre que les cellules stériles, les dernières formées refoulant les anciennes. Le jeu des cellules basales, un moment interrompu par les phénomènes de cytogamie, produit donc à nouveau des chaînes de cellules mais les cellules formées sont cette fois binucléées ; elles ne dégénèrent pas comme les cellules stériles ; elles deviennent les cellules-mères des écidiospores (Pl. II, fig. 10 à 18). Chacune naît binucléée ; dans les cas de fusion de trois cellules les cellules-mères produites sont trinucléées (Pl. II, fig. 16).

Les deux noyaux de chaque cellule-mère se divisent par division conjuguée. Nous avons observé les détails de cette division qui a fait l'objet d'une publication antérieure (M^{me} Moreau, 1913²). A la division des noyaux succède une division de la cellule-mère d'écidiospore qui détache vers le sommet une cellule binucléée, c'est l'écidiospore, vers la base une cellule plus petite, également binucléée, c'est la cellule intercalaire (Pl. II, fig. 15, 18).

Dans cette dernière les deux noyaux sont petits ; ultérieurement ils dégénèrent. La cellule intercalaire elle-même disparaît ; seules persistent les écidiospores.

Dans un sore jeune (Pl. II, fig. 18) on trouve en files les diverses cellules qui résultent du fonctionnement des cellules basales : c'est d'abord, sous l'épiderme, les cellules stériles dont le noyau a depuis longtemps disparu et qui témoignent de l'activité précoce des cellules basales ; au-dessous, des écidiospores et des cellules intercalaires ; vers la base, des cellules-mères d'écidiospores n'ayant pas encore séparé de cellules intercalaires ; à la partie inférieure, des cellules basales en pleine activité.

Il ne se forme pas de pseudo-péridium ; l'écidie de *Phragmidium subcorticium* a les caractères d'un œdème ; la masse des spores est mise en liberté par la rupture de l'épiderme.

L'histoire d'un *cæoma* comporte donc essentiellement la formation de cellules basales qui fonctionnent à deux reprises séparées par une période de repos au cours de laquelle elles acquièrent la structure binucléée. Pendant la première période de leur activité elles séparent des cellules stériles, uninucléées, appelées à disparaître ; pendant la seconde phase de leur fonctionnement elles produisent des cellules-mères d'écidiospores productrices elles-mêmes d'écidiospores et de cellules intercalaires.

Nous reviendrons sur la signification des cellules produites au cours de la première période de l'activité des cellules basales ; elles nous paraissent dès maintenant, par leur mode de formation, homologues des cellules-mères des écidiospores ; c'est un sore qui précède l'écidie et que nous avons désigné du nom de *préécidie* (M^{me} Moreau, 1914³). Les cellules stériles qu'il produit et les cellules-mères des écidiospores ne diffèrent au point de vue de leur formation que par le caractère précoce des premières, tardif des secondes, d'où résulte pour les unes une structure uninucléée, pour les autres une structure binucléée ; celle-ci présente, en raison de la descendance des cellules qui la possèdent, une grande importance pour l'histoire ultérieure du développement de l'Urédinée. Chez le *Phragmidium subcorticium* dont nous venons de parcourir l'histoire la condition binucléée s'établit dans les cellules basales du *cæoma* par un phénomène de cytogamie entre deux cellules basales contiguës ou entre une cellule basale et une cellule sous-jacente.

§ 2. — *Puccinia Violæ* (Schum.) D. C. — Développement de l'écidie.

Puccinia Violæ, comme *Phragmidium subcorticium* que nous venons d'étudier, est une Urédinée autoxène qui effec-

tue son développement complet sur *Viola* ; c'est un *Eupuccinia*. Il développe ses écidies au printemps à la face inférieure des feuilles du *Viola* qu'il parasite. C'est le développement de ces écidies que nous avons suivi depuis les tout premiers débuts jusqu'à la maturité (1).

Aux endroits de la feuille de *Viola* où doit se développer une écidie de *Puccinia Violæ* le mycélium forme d'abord un massif d'hyphes groupés au-dessous des cellules épidermiques, à la face inférieure de la feuille. Les cellules de ces hyphes sont à protoplasme pauvre et à noyau unique bien visible. Toutes ces cellules possèdent sensiblement les mêmes dimensions. Le massif entier est homogène et indifférencié dans toute son étendue.

Cet état dure peu car bientôt les cellules les plus profondes du massif enrichissent leur protoplasme, divisent activement leur noyau et se cloisonnent rapidement. Pendant ce temps les cellules superficielles subissent des modifications opposées : leurs dimensions s'accroissent, leur protoplasme s'appauvrit, leur noyau diminue de taille. Ces transformations accomplies, l'aspect du massif est tout autre qu'au début ; on y distingue maintenant deux parties : une partie supérieure formée d'hyphes larges et presque vides, une partie inférieure à hyphes courts et à contenu dense (Pl. III, fig. 1). La partie supérieure est une portion stérile ; les cellules de ses hyphes vont s'agrandir encore, leur protoplasma va s'appauvrir de plus en plus et leur noyau va dégénérer ; nous les retrouverons à la fin aplaties contre l'épiderme. La partie inférieure est la partie fertile ; elle seule va nous intéresser maintenant. Ce sont les modifications dont elle est le siège que nous allons étudier.

Les hyphes courts de cette partie profonde s'allongent et

(1) Le matériel étudié a été récolté dans le bois de Vincennes en mai 1913 sur *Viola tricolor*.

se dirigent vers le centre du massif. Il peut y avoir bifurcation des extrémités de ces hyphes.

A un stade un peu plus âgé (Pl. III, fig. 2, et Pl. IV, fig. 1) les hyphes allongés se montrent surmontés parfois de quelques petites cellules qui rappellent par leur taille et leur position les cellules stériles des jeunes *cæomas*; toutefois le noyau de ces cellules est normal et sensiblement de même taille que celui des cellules allongées sous-jacentes; leur protoplasme est dense comme celui des cellules allongées dont elles ne diffèrent en général que par la taille. Une fois cependant nous avons observé trois ou quatre files de petites cellules, surmontant des cellules plus longues, dont les plus voisines de la surface montraient un noyau très petit qu'on pouvait considérer comme en dégénérescence (Pl. IV, fig. 2). L'aspect, dans ce cas, est tout à fait celui des *cæomas*; on pourrait croire que les petites cellules ont été produites par le fonctionnement de cellules basales comme le sont les cellules stériles du *Phragmidium subcorticium*.

De telles cellules ne se retrouvent que rarement dans les sores âgés, soit qu'elles ne se forment pas toujours, soit qu'elles dégénèrent rapidement, soit qu'elles se transforment.

Les cellules allongées sont les futures cellules basales de l'écidie. Ce sont des cellules uninucléées, à gros noyau et à protoplasme abondant. Serrées les unes contre les autres elles se fusionnent bientôt deux par deux, tout comme les cellules basales du *Phragmidium subcorticium*; la cloison qui les sépare disparaît d'abord à la partie supérieure en général puis dans toute la longueur. De nombreux cas de fusions de cellules ainsi placées côte à côte ont été observés (Pl. IV, fig. 3 à 12); la structure binucléée se substitue ainsi à la condition uninucléée.

Les cellules basales se montrent maintenant sous la forme de larges cellules binucléées, à protoplasma riche. En général elles sont en contact direct avec les hyphes stériles

aplaties de la partie supérieure du stroma (Pl. IV, fig. 4, 6). Elles sont parfois surmontées de deux petites cellules uninucléées à noyau normal et à protoplasme riche (Pl. IV, fig. 5, 7) ou à noyau dégénéré et à protoplasme pauvre et peut-être homologues des cellules stériles des caëomas (Pl. IV, fig. 3).

Les cellules basales montrent souvent deux jambes à leur partie inférieure, indices de la fusion des deux cellules qui leur ont donné naissance (Pl. IV, fig. 8 à 12).

Ces cellules basales divisent leurs noyaux et se cloisonnent à la partie supérieure donnant ainsi naissance aux cellules-mères des écidiospores. Les cellules-mères à leur tour se divisent en écidiospores et cellules intercalaires (Pl. IV, fig. 10 à 12).

Le processus de la formation des écidiospores est le même que chez *Phragmidium subcorticium* mais dans les deux cas les écidiospores sont mises en liberté par des procédés différents. Chez *Phragmidium subcorticium* les spores sont libérées par une simple rupture de l'épiderme de l'hôte, chez *Puccinia Violæ* un pseudo-péridium intervient.

Celui-ci se forme assez tardivement, il résulte de la transformation des écidiospores les plus externes du sore. A la partie supérieure les dernières spores de chaque chaîne écidienne, c'est-à-dire les premières spores formées, montrent tous les passages entre les écidiospores typiques et les cellules péridiales les mieux caractérisées : cellules à grandes dimensions, à parois épaissies surtout sur la face externe, à protoplasme pariétal peu abondant, à noyaux latéraux qui dégénèrent. Au-dessous de ces cellules, à l'état jeune, de petites cellules intercalaires sont encore visibles (Pl. IV, fig. 13). Sur les côtés toutes les spores de la file écidienne prennent part à la formation du pseudo-péridium : leurs petites cellules intercalaires sont rejetées sur les côtés où on les observe encore quelque temps (Pl. IV, fig. 14).

Quand l'écidie est complètement développée les hyphes larges qui la surmontent sont désorganisés et l'épiderme déchiré. Le pseudo-péridium s'ouvre et les écidiospores sont mises en liberté.

Nous avons fait l'étude expérimentale de la déhiscence du sore écidien : Comme nous le savons, les cellules du pseudo-péridium sont inégalement épaissies sur tout leur pourtour ; du côté externe leur paroi est rigide et fortement épaissie, elle est restée mince et flexible du côté interne. Plaçons une coupe d'une écidie mûre à l'humidité, dans une goutte d'eau par exemple, le péridium aussitôt s'ouvre à son sommet et les deux moitiés s'écartent ; chacune d'elles effectue un mouvement de l'intérieur vers l'extérieur qui peut s'expliquer par la dissemblance des deux faces : du côté interne la membrane de chaque cellule restée mince s'est allongée pendant que la paroi externe, épaissie, a peu changé. De l'allongement simultané du côté interne de toutes les cellules périodiales résulte un allongement total de la face interne du péridium dont chacune des moitiés se recourbe de dedans en dehors.

Si, partant de cette position du péridium, nous déshydratons la préparation précédente au moyen d'un peu d'alcool nous voyons le mouvement inverse se produire et le péridium se refermer.

Il semble donc que c'est aux propriétés hygroscopiques différentes des parois interne et externe de ses cellules que le péridium doit les mouvements d'ouverture et de fermeture que nous venons de constater. Le rôle du péridium dans la déhiscence de l'écidie serait un rôle mécanique analogue à celui qui a été attribué à l'assise mécanique des anthères chez les plantes supérieures (1).

(1) Après la rédaction de ce travail, nous avons eu connaissance d'une publication de Fromme, parue en juillet 1914, relative au développement de l'écidie d'un certain nombre de formes parmi lesquelles *Puccinia Violæ*.

Le péricidium manque, comme nous l'avons vu, dans les *cæomas*. Son utilité se fait d'ailleurs moins vivement sentir dans le cas des *cæomas* que dans le cas des *écidies* : les *cæomas*, en effet, ont une origine superficielle, les *écidies* ont une origine profonde. Dans le premier cas la rupture de l'épiderme suffit à assurer la déhiscence du sore, dans le second cas un péricidium doit intervenir. L'existence ou l'absence du pseudo-péricidium en corrélation avec la naissance profonde ou superficielle du sore est une des diffé-

Les résultats de Fromme sont en accord avec les nôtres dans leurs traits essentiels :

Fromme voit à la base de la jeune *écidie* des fusions de cellules par paires semblables à celles que nous avons observées.

Il décrit le péricidium de l'*écidie* développée comme formé à la partie supérieure par des *écidiospores* superficielles transformées, sur les côtés, par les chaînes *écidiennes* périphériques. C'est ce que nous avons constaté.

Nos avis diffèrent sur l'origine du tissu stérile qui surmonte le tissu fertile dans la jeune *écidie*. Fromme croit que les grandes cellules du tissu stérile sont issues des hyphes courts du tissu fertile à la manière dont naissent les cellules stériles aux dépens des cellules fertiles dans les jeunes *cæomas* ; les hyphes fertiles détacheraient en files à leur partie supérieure des cellules stériles d'abord petites qui grandiraient ensuite. Nous ne pensons pas qu'il en soit ainsi ; nous croyons que le tissu stérile à larges cellules n'est que du mycélium végétatif ordinaire à cellules agrandies. Nous avons vu, en effet, le mycélium végétatif primitif, sous-épidermique, se transformer directement et progressivement au voisinage de la partie fertile de la jeune *écidie* en un mycélium à grandes cellules qui, dimensions de ses cellules mises à part, présente, dans ses membranes, dans son protoplasme et dans ses noyaux, l'aspect du mycélium végétatif ordinaire ; nous avons pu observer tous les intermédiaires entre les petites cellules de la partie supérieure sous-épidermiques, restées à l'état de cellules mycéliennes végétatives ordinaires, et les grosses cellules à protoplasme pauvre qui surmontent le tissu fertile.

Quant aux petites cellules en chaînes qui surmontent les cellules basales, au lieu de les considérer avec Fromme comme de jeunes cellules du tissu stérile à hyphes larges, nous leur réservons la signification des cellules stériles des jeunes *cæomas*. Découpées comme elles à la partie supérieure des jeunes cellules basales elles doivent avoir la même signification ; ce sont vraisemblablement les « sterile cells » de la jeune *écidie* comparables aux « sterile cells » du jeune *cæoma*.

rences les plus importantes entre une écidie et un cæoma.

La naissance des cellules basales tout au voisinage de l'épiderme ou dans la profondeur d'un tissu d'hyphes stériles, la déhiscence du sore et la mise en liberté des spores par la simple rupture de l'épiderme ou par le jeu compliqué d'un pseudo-péridium ne sont d'ailleurs pas les seules différences entre un cæoma et une écidie ; l'étude du développement du cæoma de *Phragmidium subcorticium* et de l'écidie de *Puccinia Violæ* nous en a révélé d'autres relatives à l'existence des cellules stériles. Nous avons vu dans le cæoma de *Phragmidium subcorticium* naître d'une manière régulière au-dessus de chacune des cellules basales une, parfois deux, trois, et même quatre cellules stériles. Blackman (1904) chez *Phragmidium violaceum*, Christman (1905) chez *Phragmidium speciosum* et *Cæoma nitens*, Blackman et Fraser (1906) chez *Melampsora Rostrupi*, Olive (1908¹) chez *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, *Triphragmium ulmariae* et *Gymnoconia interstitialis*, von Kurssanow (1910) chez *Puccinia peckiana*, Fromme (1912) chez *Melampsora Lini* ont rencontré dans tous ces cæomas la même formation, au moins sous la forme d'une couche de cellules stériles au-dessus des cellules basales. Des recherches de tous les auteurs qui ont porté leur attention sur les premiers débuts de la formation d'un cæoma il résulte donc que la forme cæoma est liée à l'existence de cellules stériles formées d'une façon constante, d'une manière régulière, par le jeu précoce de cellules basales.

Au contraire, ni Hoffman (1912) chez *Endophyllum Sempervivi*, ni Pavolini (1910, 1912) chez *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* n'ont décrit une formation de telles cellules stériles. Cependant Blackman et Fraser (1906) soupçonnent l'existence de cellules stériles dans la jeune écidie d'*Uromyces Poæ* et de *Puccinia Poarum*. Dittschlag (1910) a constaté deux fois des cellules stériles au-dessus des cellules basales dans l'écidie de *Puccinia Falcariæ*. Nous-

même avons rencontré dans les jeunes écidies de *Puccinia Violæ* des cellules stériles sans doute homologues des cellules stériles des cæomas, mais si nous avons parlé d'une production de chaînes de cellules stériles par les cellules basales nous n'avons rencontré ce phénomène que rarement et c'est accidentellement que les cellules stériles ont présenté les caractères de la dégénérescence qui atteint régulièrement les cellules stériles des cæomas. L'absence de cellules stériles, la suppression d'une phase d'activité des cellules basales avant la cytogamie qui double le nombre de leurs noyaux, ou au moins la disparition de la régularité avec laquelle le phénomène a lieu dans les cæomas, paraissent être caractéristiques des écidies proprement dites.

On passe donc des cæomas caractérisés aux écidies typiques par l'acquisition d'un pseudo-péridium et la disparition des cellules stériles. Tous les passages se rencontrent entre les types extrêmes de ces deux formations : on connaît, en effet, des écidies pourvues d'un pseudo-péridium rudimentaire et le *Puccinia Violæ*, dont nous venons de faire l'étude, nous offre encore parfois une formation de cellules stériles. L'évolution de l'appareil écidien chez les Urédinées a donc porté d'une part sur le fonctionnement des cellules basales qui a été retardé et reporté exclusivement après l'acquisition de la condition binucléée, d'autre part sur l'acquisition d'un pseudo-péridium grâce à la spécialisation des écidiospores les plus externes du sore.

Nous voyons donc comment a pu se faire la transformation des cæomas primitifs en les écidies les plus évoluées. Tous les appareils écidien des Urédinées doivent pouvoir prendre place dans une série partant des formes cæomas et aboutissant aux écidies les mieux caractérisées. Dans cette série notre *Phragmidium subcorticium* occupe une place très inférieure ; le fonctionnement régulier, précoce et actif des cellules basales uninucléées, conduisant à la production d'un

véritable sore formé de chaînes de cellules stériles, nous paraît être un caractère archaïque. Les formes où les cellules stériles ne sont jamais produites en nombre supérieur à deux, comme le *Melampsora Lini* étudié par Fromme (1912), paraissent un peu plus évoluées. Elles conduisent aux formes où une seule cellule stérile est régulièrement séparée et aux formes où la production des cellules stériles devient irrégulière : *Puccinia Violæ*, ainsi que *Uromyces Poæ* et *Puccinia Poarum* étudiés par Blackman et Fraser (1906), de même que *Puccinia Falcariæ* étudié par Dittschlag (1910) nous paraissent prendre place parmi ces dernières formes ; leur pseudo-péridium leur assure la qualité d'écidies proprement dites mais la formation irrégulière des cellules stériles leur vaut une place moins élevée que celle des écidies où toute production de cellules stériles a complètement disparu, comme c'est le cas d'*Endophyllum Sempervivi* étudié par Hoffman (1912), de *Uromyces Dactylidis* et *Puccinia fusca* étudiés par Pavolini (1910, 1912), comme c'est également le cas de la forme écidienne qui fera l'objet du prochain paragraphe de ce chapitre.

Dans cette évolution qui a transformé les cœomas archaïques en écidies évoluées un phénomène est resté inaltéré, c'est la cytogamie. Il se retrouve chez tous les appareils écidieux avec les mêmes caractères et leur confère à tous le même intérêt et la même importance au point de vue de l'étude de l'évolution nucléaire des Urédinées. Nous verrons cependant dans les pages suivantes qu'il peut exceptionnellement faire défaut et son absence apporte dans le développement de l'espèce qui la présente des particularités spéciales de l'évolution nucléaire qui constituent un des points les plus intéressants de notre étude sur la sexualité des Urédinées.

§ 3. — *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.), Winter, var. *uninucleatum*. — Développement d'une forme écidienne uninuclée.

On sait depuis Sappin-Trouffy que toutes les Urédinées possèdent un tronçon binucléé au cours de leur développement. Il est plus ou moins étendu ; parfois réduit à quelques cellules chez un petit nombre de micro-formes il acquiert une importance prépondérante chez les Urédinées complètes et occupe même chez les pyro-Urédinées le cycle évolutif tout entier. A cause de sa grande généralité la nécessité pour les Urédinées de parcourir au moins une partie de leur vie sous la forme binucléée semblait jusqu'à ces dernières années aussi grande que la nécessité pour une Fougère ou une Phanérogame de vivre une partie de son existence sous l'état diploïde et paraissait l'un des faits les mieux établis de la cytologie des Champignons. Une Urédinée dont toutes les cellules eussent été sans exception des cellules uninucléées eût paru aussi étrange qu'une plante supérieure se maintenant indéfiniment sous la forme haploïde, une Fougère ne possédant qu'un prothalle, une Phanérogame réduite à un boyau pollinique. La vie de la plupart des Urédinées paraissait liée à l'alternance des tronçons uninucléé et binucléé comme est liée à l'alternance de l'haplophase et de la diplophase une plante supérieure. Et de même qu'une plante se reproduisant indéfiniment par boutures peut se maintenir à l'état diploïde des Urédinées étaient connues qui avaient perdu l'état uninucléé et qui réduisaient leur cycle évolutif à la seule phase binucléée, mais on ne connaissait aucune Urédinée ayant supprimé de son cycle évolutif tout le tronçon binucléé et accomplissant son développement sous la seule forme uninucléée.

De telles Urédinées existent cependant ; elles sont sans doute fort rares car en n'en connaît qu'un seul exemple que

nous avons signalé il y a quelques années (M^{me} Moreau, 1911).

Les *Euphorbia silvatica* d'une région limitée des bois de Marly (Seine) hébergeaient au mois de mai 1911 une Urédinée qui formait sous leurs feuilles des appareils de fructification assimilables à l'œil à des écidies. Il s'agissait vraisemblablement de l'*Æcidium Euphorbiæ silvaticæ* connu encore sous le nom d'*Endophyllum Euphorbiæ*. Les pieds contaminés sont faciles à reconnaître : leurs feuilles sont plus courtes et plus épaisses que les feuilles des pieds sains, les plantes malades ne produisent pas d'inflorescence. Ce sont là les caractères qu'inflige aux *Euphorbia silvatica* le parasitisme de l'*Endophyllum Euphorbiæ*.

L'étude de coupes faites à la main et étudiées sans le secours de réactifs colorants confirmait cette détermination. Il s'agissait bien d'une écidie pourvue d'un pseudo-péridium, productrice de spores en chaînes séparées par des cellules intercalaires. La germination de ces écidiospores devait établir définitivement si on avait affaire à l'*Endophyllum Euphorbiæ*. On sait que les spores des *Endophyllum*, nées comme des écidiospores, germent en un promycélium comme le feraient des téléutospores et que ce caractère, qu'elles partagent avec les écidiospores de *Cæoma nitens* d'après des recherches récentes (Kunckel, 1913, 1914), leur vaut d'être parfois considérées comme des téléutospores.

Mises en germination dans l'eau en cellules de Van Tieghem dès le lendemain de leur récolte nos écidiospores refusèrent de germer ; ce n'est que plus tard, en novembre 1911, que notre attention ayant été attirée sur leur structure cytologique de nouveaux essais de germination furent entrepris. Des semis sur décoction d'*Euphorbia silvatica* furent plus heureux que les premiers et donnèrent lieu à quelques germinations représentées dans les fig. 10 à 14, Pl. VII. De quelques spores part un tube germinatif présentant deux ou trois cloisons transversales par suite divisé en trois ou

quatre cellules dont quelques-unes ont commencé à pousser sur le côté un bourgeon ; ce sont là les caractères d'un promycélium en train de former ses sporidies. Dès lors on peut croire que la forme étudiée se rapporte à l'*Endophyllum Euphorbiæ* (D.C.) Winter.

Un *Endophyllum Euphorbiæ* a été déjà étudié au point de vue cytologique par Sappin-Trouffy (1896²). Il lui reconnaît la structure d'une écidie typique avec des cellules basales binucléées produisant des cellules intercalaires et des écidiospores également binucléées. Il étudie la germination de ces dernières, reconnaît que leurs noyaux ne se fusionnent pas et suit leur destinée dans les cellules du promycélium. Ayant obtenu de la bienveillance de M. Maige, professeur à la Faculté des sciences de Poitiers, communication des échantillons originaux ayant servi aux études de Sappin-Trouffy nous avons pu constater par nous-même l'exactitude de la description donnée par Sappin-Trouffy de l'écidie de l'*Endophyllum Euphorbiæ* et en particulier le caractère binucléé qu'il attribue aux écidiospores de cette espèce.

Toute différente est, à ce point de vue, l'écidie de l'espèce que nous avons récoltée à Marly. Une Note préliminaire (M^{me} Moreau, 1911) en a fait connaître la structure à maturité et particulièrement la condition uninucléée des cellules qui la composent. Cette structure particulière de notre *Endophyllum* le distingue nettement de l'*Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter étudié par Sappin-Trouffy. La même différence existe chez les Basidiomycètes entre le genre *Godfrinia*, créé par Maire (1902), et le genre *Hygrophorus*. Maire l'a jugée suffisante pour créer un genre nouveau. Sans aller aussi loin on pourra faire de l'*Endophyllum* que nous avons étudié soit une variété de l'*Endophyllum Euphorbiæ* sous le nom de *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter var. *uninucleatum*, soit une espèce nouvelle, voisine de *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter, sous le nom de *Endophyllum uninucleatum*:

Dans cette partie de notre travail nous suivrons dans le détail, comme nous l'avons fait précédemment pour *Phragmidium subcorticium* et *Puccinia Violæ*, les diverses étapes du développement de l'écidie particulière de notre *Endophyllum uninucleatum*. Cette étude nous permettra de reconnaître la place archaïque ou évoluée qu'il convient d'attribuer aux Urédinées à cycle très raccourci que sont les *Endophyllum*, elle nous fera préciser l'origine de la structure uninucléée dans l'*Endophyllum uninucleatum* et nous donnera l'occasion de répondre aux nombreuses questions qui nous ont été posées à ce sujet depuis la publication de notre première Note. Elle nous dira en outre les modifications subies par la sexualité dans cet *Endophyllum*, enfin la raison de la suppression du tronçon binucléé qui fait de cette espèce l'une des espèces les plus remarquables parmi les divers types de développement entre lesquels se partagent les Urédinées.

Nous avons suivi pas à pas le développement de l'écidie de notre *Endophyllum uninucleatum*. Il ressemble de très près, comme nous allons le voir, au développement de l'écidie de *Puccinia Violæ*.

A la face inférieure des feuilles de *Euphorbia silvatica*, non directement sous l'épiderme mais au-dessous d'une assise de cellules sous-épidermiques, le parasite forme d'abord par endroits des massifs épais et homogènes de plusieurs couches de cellules sensiblement isodiamétriques et de petites dimensions. Elles sont uninucléées avec un noyau de grosseur moyenne dans un protoplasme pauvre et finement granuleux (Pl. V, fig. 1).

Un peu plus tard chaque massif montre deux parties : une partie inférieure composée de cellules courtes, à contenu dense et une partie supérieure formée de larges hyphes irréguliers presque complètement vides (Pl. V, fig. 2). Cette différenciation s'accroît bientôt : tandis que le caractère stérile de la partie supérieure se manifeste de plus en plus le caractère fertile de la couche profonde apparaît. Les

cellules inférieures, à contenu dense, s'orientent perpendiculairement à la surface de la feuille et s'allongent suivant cette direction; elles contiennent un gros noyau et renferment beaucoup de protoplasme (Pl. VI, fig. 1). Quand ces hyphes fertiles ont acquis une certaine longueur ils sont devenus plus larges. A aucun moment ils ne détachent de petites cellules stériles à leur extrémité supérieure.

A aucun moment non plus ils ne se fusionnent par paires; à aucun moment ils ne contractent d'union avec les cellules sous-jacentes. Le caractère distinctif de cette forme est l'absence de cytogamie à la base de l'écide; par suite la duplication des noyaux ne se fait pas et le développement continue avec un seul noyau par cellule.

A un stade plus âgé les cellules-mères des spores se forment. Elles sont uninucléées comme les cellules basales qui leur donnent naissance (Pl. VI, fig. 2). Elles sont en contact direct avec les hyphes plus larges de la partie supérieure, hyphes stériles alors aplatis, à contour sinueux et à noyaux qui dégénèrent; quand l'écidie sera mûre ils seront désorganisés.

Chaque cellule-mère d'écidiospore se divise en deux comme dans les écidies ordinaires; elle sépare vers le haut une cellule plus grande qui est l'écidiospore, vers le bas une petite cellule intercalaire généralement en forme de coin. Ecidiospore et cellule intercalaire sont uninucléées. Le processus de la formation des spores à partir de cellules basales allongées est identique à ce qu'il est chez les autres écidies mais dans notre cas toutes les cellules sont uninucléées au lieu de montrer deux noyaux comme dans les cas habituels.

Quand l'écidie est développée l'aspect qu'on observe est celui de la fig. 1, Pl. VII. Le mycélium sous-écidien a l'aspect de la fig. 7, Pl. VII.

Le péridium est à cellules uninucléées comme les autres portions du sore (Pl. VII, fig. 2). Il est constitué au sommet par les dernières spores de chaque chaîne, c'est-à-dire par

les premières spores formées, sur les côtés par des files entières de spores, par les files les plus externes du sore. Quand elles sont âgées les cellules péridiales montrent un noyau petit, dégénéré, un protoplasme pauvre et une membrane épaisse, épaissie surtout du côté externe et striée.

A maturité le sore écidien développé déchire les tissus de l'hôte qui le surmontent, le péridium s'ouvre et les spores s'échappent. Ces spores sont uninucléées (Pl. VII, fig. 8); lorsqu'elles sont mûres leurs dimensions varient de 18 à 23 μ (Pl. VII, fig. 9); ce sont les dimensions des spores de l'*Endophyllum Euphorbiæ* d'après les descriptions des auteurs et des spores binucléées de l'*Endophyllum Euphorbiæ* de la collection de Sappin-Trouffy ainsi que nous nous en sommes assurée.

Nous avons donc affaire ici à un *Endophyllum* très voisin de celui qu'a étudié Sappin-Trouffy mais qui en diffère essentiellement par la condition uninucléée de toutes ses cellules. L'histoire de son développement présente de grandes ressemblances avec le développement des autres écidies, en particulier avec celui de *Puccinia Violæ*. La naissance de cellules basales dans la profondeur d'un tissu stérile, la formation en files de cellules-mères d'écidiospores, la séparation de cellules intercalaires, enfin la formation d'un pseudo-péridium, tous les traits essentiels qui caractérisent une écidie typique sont réalisés dans celle dont nous venons de retracer l'histoire.

Cependant, le nombre des noyaux mis à part, il existe des différences dans la description que nous avons donnée de la jeune écidie de *Puccinia Violæ* et celle que nous venons de faire de la jeune écidie d'*Endophyllum uninucleatum*; elles vont nous permettre de situer les deux écidies l'une par rapport à l'autre dans l'évolution des formes écidienues. C'est d'abord la formation d'un tissu d'hyphes précurseur de l'écide situé sous l'épiderme dans le cas de *Puccinia Violæ*, sous une assise sous-épidermique dans *Endophyllum uninu-*

cleatum ; l'écidie d'*Endophyllum uninucleatum* naît donc d'une façon plus profonde que celle de *Puccinia Violæ*. D'autre part nous n'avons pas rencontré dans le développement de l'écide d'*Endophyllum uninucleatum* ces cellules à caractère indécis, sans doute homologues des cellules stériles des cæomas, et qui se forment parfois en chaînes à l'extrémité des cellules basales encore uninucléées de *Puccinia Violæ*.

Naissance assez profonde ou très profonde de l'écide, absence presque complète ou totale de cellules stériles, tels sont les caractères qui différencient les premiers débuts du développement de l'écidie du *Puccinia Violæ* de ceux de l'*Endophyllum uninucleatum*. On passe de la première de ces espèces à la seconde par une exagération des caractères qui séparent les cæomas des écidies du type du *Puccinia Violæ*.

L'évolution qui a conduit des cæomas semblables à celui de *Phragmidium subcorticium* aux écidies du type de *Puccinia Violæ*, par l'enfoncement du sore écidien dans les tissus de la feuille attaquée et par l'irrégularité de la formation des cellules stériles, se poursuit jusqu'à l'écidie d'*Endophyllum uninucleatum* par l'accentuation des mêmes phénomènes, conduisant à la naissance plus profonde de l'écide à l'intérieur de la feuille et à la suppression totale de la formation de cellules stériles. *Endophyllum uninucleatum* occupe donc par les caractères de ses écidies une place plus élevée que *Puccinia Violæ* plus évolué lui-même que *Phragmidium subcorticium*. Les *Endophyllum* nous apparaissent ainsi comme des formes récentes ; leur cycle court n'est sans doute pas primitif mais a été obtenu par raccourcissement du cycle d'une Urédinée possédant d'autres fructifications que les sores écidien. On pourrait être tenté de considérer notre *Endophyllum*, avec son cycle simple, ses cellules toujours uninucléées, comme une forme archaïque ; de faire des *Endophyllum* avec Barclay une forme ancestrale ; les caractères évolués que nous venons de reconnaître aux

écidies d'*Endophyllum uninucleatum*, joints à ce que nous savons des premiers développements de l'écide d'*Endophyllum Sempervivi* d'après Hoffman (1912), nous autorisent à voir au contraire dans les *Endophyllum* des formes récentes, des formes de régression et dans *Endophyllum uninucleatum* aux cellules toujours uninucléées une des Urédinées les plus évoluées.

Ce dernier caractère, l'absence de tronçon binucléé et l'accomplissement du cycle évolutif tout entier sous la forme uninucléée, confère à l'*Endophyllum* qui le présente une place toute spéciale parmi les Urédinées. Il ne faut pas s'étonner de rencontrer cette particularité chez un *Endophyllum*. Les *Endophyllum*, en effet, forment parmi les Urédinées un genre très particulier, un ensemble de formes aberrantes à plusieurs points de vue : c'est d'abord la germination de leurs spores nées comme des écidiospores et qui germent comme des téléutospores (Tulasne, 1854). A cette particularité qui leur confère une physionomie toute personnelle correspondent des phénomènes nucléaires spéciaux : c'est ainsi que, selon Hoffmann (1912), *Endophyllum Sempervivi* forme des écidiospores binucléées comme les écidiospores ordinaires mais dont les deux noyaux se fusionnent à maturité ; cette fusion ne saurait nous étonner beaucoup puisqu'une telle fusion a lieu dans les téléutospores avant la formation du promycélium. Mais si l'on en croit Sappin-Trouffy (1896²) dans les écidiospores d'*Endophyllum Euphorbiæ* aucune fusion n'a lieu entre les deux noyaux bien qu'un promycélium soit produit à la germination. Maire (1900¹) affirme qu'il en est de même chez l'*Endophyllum Sempervivi* ; il fait connaître, en outre, des phénomènes très intéressants dans la constitution nucléaire de l'*Endophyllum Valerianæ-tuberosæ* : les écidiospores de cette espèce naissent binucléées mais quand elles vieillissent un de leurs noyaux entre en dégénérescence puis disparaît ; lorsqu'elles sont mûres elles sont uninucléées. Le même résultat est obtenu dans notre

Endophyllum uninucleatum mais par un procédé tout différent puisque jamais aucune de ses cellules ne réalise la condition binucléée ; la condition uninucléée qui est celle du mycélium sous-écidien se poursuivant jusque dans les écidiospores âgées.

On assiste donc en parcourant la série des *Endophyllum* à la réduction du tronçon binucléé, complètement supprimé dans *Endophyllum uninucleatum*.

Pareille suppression de la phase binucléée du développement n'est pas spéciale à notre *Endophyllum* parmi les Champignons ; si on ne la connaît pas chez d'autres Urédinées on la retrouve chez quelques Basidiomycètes où elle coexiste avec une morphologie ordinairement en rapport avec une structure binucléée : c'est ainsi que Maire (1901, 1902) étudiant deux *Hygrophorus*, *H. conicus* et *H. ceraceus*, les a trouvés formés exclusivement de cellules uninucléées, y compris leurs jeunes basides ; il a vu dans cette constitution de leur appareil nucléaire une raison suffisante pour les retirer du genre *Hygrophorus* et les placer dans un genre voisin, créé à leur intention, le genre *Godfrinia*.

Des *Godfrinia* de Maire et de notre *Endophyllum uninucleatum* on peut rapprocher également le cas des basides, dès le début uninucléées, que Kniep (1911) a rencontrées sur le mycélium uninucléé de l'*Armillaria mellea* ; les basides nées sur le chapeau sont à l'origine binucléées.

Tous ces cas montrent que la forme des appareils reproducteurs, basides, carpophores, écides, n'est pas liée d'une manière rigide au nombre des noyaux que renferment les cellules ; il y a dissociation de la morphologie et de la structure nucléaire. L'évolution des basides mycéliennes de l'*Armillaria mellea*, des basides du *Godfrinia conica* et du *Godfrinia ceracea* se fait normalement, phénomènes nucléaires mis à part, bien que le mycélium qui les porte soit uninucléé. Les écidiospores de notre *Endophyllum* se forment et germent en un promycélium bien que la

duplication des noyaux n'ait pas lieu à la base de l'écide.

Plusieurs auteurs n'ont pas considéré le cas de notre *Endophyllum* comme aussi simple que ceux que nous venons de rappeler ; le caractère succinct de notre Note préliminaire permettait diverses hypothèses au sujet de la forme dont elle était l'objet. Une connaissance plus précise de notre *Endophyllum*, fondée sur l'étude de la germination de ses spores et des premiers développements de ses écides, va nous permettre de discuter aujourd'hui les diverses hypothèses que nous nous étions autrefois posées sans les formuler et qui nous ont été proposées depuis par les savants qui ont bien voulu s'intéresser à la forme écidienne nouvelle que nous avons décrite.

Vuillemin (1912) pense que notre forme écidienne uninucléée est une première forme écidienne qui doit être suivie d'une seconde, celle-ci normale et présentant à sa base une duplication de noyaux. L'*Endophyllum Euphorbiæ* étudié par Sappin-Trouffy réaliserait cette écidie de redoublement dont les écidiospores binucléées germeraient en un promycélium. L'hypothèse de Vuillemin était valable au moment où elle a été émise puisque notre Note préliminaire ne mentionnait pas la possibilité de la germination des spores en un promycélium ; nous savons maintenant que les écidiospores de notre forme écidienne uninucléée germent comme des téléutospores, malgré leur caractère uninucléé, et que l'évolution de notre *Endophyllum uninucleatum* se poursuit jusqu'à la production des basidiospores sans qu'une cellule binucléée se forme et sans qu'il y ait redoublement du stade écidien.

Fischer (1912) a suggéré une autre conception de notre forme écidienne uninucléée : si on ne voit pas deux noyaux dans les cellules de notre écidie c'est qu'ils se sont déjà fusionnés à un stade précoce du développement. Cette hypothèse si elle était vérifiée offrirait un argument en faveur des idées de Vuillemin et de Maire sur l'équi-

valence d'une cellule à deux noyaux haploïdes et d'une cellule à un noyau diploïde, aussi il importait de reconnaître si le noyau unique des cellules de notre écidie était un noyau haploïde ou un noyau diploïde. Nous nous sommes assurée que ce noyau est un noyau haploïde. En effet, nous avons observé sa division dans les cellules basales et dans les cellules-mères des écidiospores.

Au repos c'est un noyau généralement arrondi avec un nucléole sphérique excentrique, un nucléoplasme réticulé, une membrane nette et un centrosome bien visible. Il a sensiblement les dimensions d'un noyau d'*Endophyllum Euphorbiæ* à cellules binucléées. Quand il se divise le réseau se transforme directement en deux chromosomes ; pendant ce temps la membrane nucléaire disparaît et le nucléole est rejeté dans le cytoplasme (Pl. VII, fig. 3). Les deux chromosomes se divisent longitudinalement (Pl. VII, fig. 4) puis se placent au milieu d'un fuseau qui apparaît bientôt. Les deux moitiés de chaque chromosome se séparent ensuite et le stade suivant montre quatre chromosomes-fils qui se dirigent par paires vers chacun des pôles du fuseau (Pl. VII, fig. 6, 5). La division observée présente donc les caractères que nous avons signalés lors de la mitose végétative de *Phragmidium subcorticium* (M^{me} Moreau, 1913²) ; c'est une mitose somatique ordinaire, une mitose typique à deux chromosomes c'est-à-dire présentant le nombre haploïde de chromosomes.

Les noyaux de l'écidie à cellules uninucléées que nous avons décrite sont donc des noyaux haploïdes. S'ils résulteraient d'une fusion comme le suggère Fischer il faudrait que cette fusion soit suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Il serait raisonnable de penser dans l'hypothèse de Fischer qu'une cytogamie a lieu entre deux cellules basales, que leurs noyaux se fusionnent en un seul qui dès ses premières divisions subit la réduction chromatique. Les figures de division que nous a offertes le noyau de la cellule

basale lors de sa première division (Pl. VII, fig. 6) sont fort différentes des aspects des mitoses réductrices que nous connaissons bien et que nous étudierons longuement plus tard ; le noyau de la cellule basale dès sa première division présente le nombre haploïde de chromosomes. D'ailleurs nous n'avons vu aucun des phénomènes préparatoires qu'entraînerait une réduction chromatique à ce stade : ni noyaux en fusion, ni noyaux appariés, ni aucun phénomène de conjugaison cellulaire ou de migration nucléaire. Nous n'avons rencontré non plus aucun de ces phénomènes aux autres stades du développement. Ayant suivi dans le détail et pas à pas l'évolution de l'écidie de notre *Endophyllum*, depuis ses tout premiers débuts jusqu'à la formation de ses écidiospores, nous sommes en mesure d'affirmer que rien dans son histoire ne justifie l'hypothèse d'une fusion précoce de noyaux.

Nous pouvons dire également qu'il ne se produit aucune duplication des noyaux qui serait suivie d'une dégénérescence précoce de l'un d'eux.

Guilliermond (1913) et Ramsbottom (1912) ont interprété notre forme écidienne uninucléée comme un cas de parthénogénèse. Cette interprétation exige l'assimilation préalable des cellules basales à des gamètes et de la cytogamie à une fécondation. On verra plus tard que nous ne pensons pas que la fusion des cellules chez les Urédinées soit toute la fécondation, ni même qu'elle en soit la partie la plus importante, aussi nous ne considérons pas notre forme écidienne comme un cas de parthénogénèse entièrement comparable à la parthénogénèse des êtres supérieurs.

Chez notre *Endophyllum uninucleatum* il y a suppression de tous les phénomènes qui chez les autres Urédinées sont en rapport avec la sexualité par suite de l'absence des phénomènes de cytogamie ; on peut dire qu'il y a apocyto-gamie ; celle-ci entraîne la suppression du tronçon binucléé, l'apogamie (apokaryogamie) dans la téléutospore, par suite la suppression de la réduction chromatique.

CHAPITRE II

L'ORIGINE DU TRONÇON BINUCLÉÉ CHEZ LES URÉDINÉES DÉPOURVUES D'ÉCIDIES.

Nous avons étudié dans le chapitre précédent le mode général de duplication des noyaux chez les Urédinées pourvues d'un sore écidien. La duplication des noyaux n'est pas liée d'une manière rigide à la formation d'une écide : notre forme écidienne uninucléée constitue un cas où une écidie naît sur un mycélium uninucléé sans que la condition binucléée s'établisse ; d'autre part des écidies peuvent naître sur des mycéliums binucléés sans que des cytogamies aient lieu comme cela se passe dans les écidies et les caëomas de redoublement. On conçoit donc qu'il n'y ait pas de rapports étroits entre la production d'une écidie et la duplication des noyaux et que l'écidie ne se faisant pas la duplication des noyaux se réalise cependant : c'est ce qui arrive dans tout un ensemble de formes incomplètes dépourvues d'écidies. Bien que l'étude de ces types incomplets présente le plus grand intérêt l'origine du tronçon binucléé dans ces formes a été peu recherchée ; nous avons rappelé précédemment les résultats de Maire (1899) relatifs à une hypo-forme, *Puccinia Liliacearum*, ceux de Christman (1907) sur une brachy-forme, *Phragmidium Potentillæ-canadensis*, d'Olive (1908 ¹) sur une micro-forme, *Puccinia transformans*, de Werth et Ludwigs (1912) sur une autre micro-forme, *Puccinia Malvacearum*.

Nous avons étudié quatre espèces du type micro, pourvues

seulement de téléospores, et nous nous sommes surtout attachée à rechercher la manière dont s'établit dans ces espèces la structure binucléée.

§ 1. — *Puccinia Malvacearum* Mont.

Puccinia Malvacearum (1) développe ses téléospores au printemps et en été sur les deux faces des feuilles de plusieurs Malvacées. Ce sont de jeunes feuilles d'*Althea rosea* parasitées par cette Urédinée qui nous ont fourni les matériaux pour cette étude.

Le mycélium qui circule à l'intérieur de la feuille est un mycélium uninucléé ; il forme par endroits sous l'épiderme un tissu pseudo-parenchymateux aux cellules uninucléées. Les cellules proches de l'épiderme s'allongent et s'élargissent un peu (Pl. VIII, fig. 1), se mettent bientôt par paires et se fusionnent (Pl. VIII, fig. 2, 6) : la cloison qui sépare deux cellules se dissout d'abord à la partie supérieure

(1) C'est dans le mycélium et les jeunes téléospores du *Puccinia Malvacearum* que pour la première fois chez les Urédinées Beauverie (1914) a signalé l'existence d'un chondriome. A la même époque nous poursuivions nous-même des recherches sur le même sujet et nous avons pu compléter la description de Beauverie du chondriome de *Puccinia Malvacearum* par l'étude des téléospores âgées de cette Urédinée (M^{me} Moreau, 1914⁴). Le stroma sous-hyménial nous a montré comme à Beauverie quelques chondriocontes mais surtout de très petites mitochondries (Pl. XIV, fig. 15). Dans les jeunes téléospores, avant la fusion des noyaux, et dans les pédicelles les chondriocontes ne nous ont pas semblé aussi nombreux qu'il l'a paru à Beauverie ; pour nous, là encore, ce sont les mitochondries qui dominent (Pl. XIV, fig. 16, 17). Dans les vieilles téléospores, après la karyogamie, il n'y a plus de chondriocontes mais seulement des mitochondries de tailles diverses (Pl. XIV, fig. 18). Les mitochondries des téléospores, jeunes ou vieilles, sont de taille plus grande que celles du mycélium.

(La technique employée est la méthode IV de Regaud : coloration à l'hématoxyline au fer de Heidenhain après fixation au mélange bichromate de potassium et formol).

puis disparaît progressivement jusque vers la base ; il en résulte une cellule binucléée origine d'un mycélium binucléé qui produira bientôt les téléutospores. Une courte chaîne de deux ou trois cellules binucléées s'établit en effet sur le premier article binucléé formé (Pl. VIII, fig. 7 à 9) ; elle se termine d'abord par une cellule-mère de téléutospore puis par une téléutospore avec son pédicelle.

La fusion a quelquefois lieu entre deux cellules d'inégales dimensions mais nous n'avons pas constaté le phénomène de migration nucléaire signalé par Werth et Ludwigs (1912). D'après nos observations la condition binucléée s'établit ici par un phénomène de cytogamie semblable à ceux que nous avons rencontrés dans les Urédinées pourvues d'écidies. C'est aussi le même mode de duplication des noyaux que nous allons rencontrer dans deux autres micro-formes, *Puccinia Buxi* et *Uromyces Ficariæ*.

§ 2. — *Puccinia Buxi* D. C.

Puccinia Buxi présente au point de vue historique un grand intérêt : c'est dans cette espèce qu'a été découverte en 1893 par Dangeard et Sappin-Trouffy la fusion nucléaire dans la téléutospore des Urédinées ; elle constitue le premier exemple connu de la fusion de noyaux dont l'existence est générale chez les Champignons supérieurs et qu'on désigne sous le nom de karyogamie dangeardienne.

Aucune attention spéciale n'a été portée sur l'origine du tronçon binucléé dans cette micro-forme. Sappin-Trouffy (1896²) a bien observé que les téléutospores jeunes sont binucléées et que le mycélium végétatif qui parcourt les espaces intercellulaires de la feuille du *Buxus sempervirens* est uninucléé mais il n'a pas vu comment se fait le passage de la structure uninucléée à la structure binucléée ; c'est sur ce point précis du développement que nos recherches ont porté.

Les feuilles de *Buxus sempervirens* sont souvent attaquées au printemps par le *Puccinia Buxi*. Le mycélium forme des massifs de cellules uninucléées entre les cellules de la plante hôte ; il pénètre même à l'intérieur de ces dernières et y développe de nombreux suçoirs cylindriques qui se mettent par leur extrémité libre en contact avec le noyau de la cellule (Pl. VIII, fig. 10). En été il y a épaissement des endroits infectés de la feuille à la suite d'un allongement des cellules palissadiques et d'un renflement des cellules du tissu lacuneux ; à la suite de cet épaissement, à ces mêmes places, les téléospores se développent.

On voit sous l'épiderme, souvent sur les deux faces de la feuille de l'hôte, des stromas mycéliens bien développés dont les cellules supérieures sont allongées (Pl. VIII, fig. 11). Ces cellules pressées les unes contre les autres se fusionnent par paires à un stade ultérieur. Les fig. 12, 13, 14 (Pl. VIII) permettent de croire que la fusion peut avoir lieu entre deux cellules diversement placées l'une par rapport à l'autre. Des restes de fusions de cellules placées côte à côte sont représentés fig. 14, 15 (Pl. VIII) ; ces figures montrent des cellules à deux jambes qui ont déjà séparé une cellule binucléée à leur partie supérieure. Le premier dikaryocyte donne naissance à une ou deux cellules binucléées (Pl. VIII, fig. 16) et une cellule-mère de téléospore se forme. La cellule-mère se divise en deux : téléospore et pédicelle sont ainsi produits.

Comme nous le voyons, un petit nombre de générations de cellules binucléées séparent la téléospore de la première cellule à deux noyaux. Celle-ci résulte, comme chez *Puccinia Malvacearum*, de la fusion de deux cellules. Nous retrouvons ici encore le même processus de duplication des noyaux, le même phénomène de cytogamie à la base du téléosore.

§ 3. — *Uromyces Ficariæ* (Schum.) Winter.

Uromyces Ficariæ est une Urédinée incomplète que certains auteurs considèrent comme une micro-forme et que d'autres rapportent au type hémi. On trouve parfois en effet quelques urédospores parmi les téléutospores ce qui permet à *Uromyces Ficariæ* de prendre place parmi les hémi-Urédinées, mais l'existence des urédospores est inconstante et *Uromyces Ficariæ* accomplit le plus souvent son développement selon le type micro. Les échantillons que nous avons récoltés, et que nous étudions ici, ne nous ont montré que des téléutospores (1).

D'autre part les avis des auteurs diffèrent sur le nombre des noyaux que renferment les cellules mycéliennes. D'après Sappin-Trouffy (1896²) les noyaux sont au nombre de deux par cellule. D'après Blackman et Fraser (1906) les hyphes de la base du téléutosore sont binucléés mais il n'y a qu'un seul noyau par cellule dans le mycélium général. C'est ce que nos observations ont confirmé et nous avons pu suivre le passage de la condition uninucléée à la condition binucléée à la base du téléutosore.

Le mycélium intercellulaire est à cellules uninucléées (Pl. IX, fig. 1).

La duplication des noyaux se fait à la base du téléutosore à des hauteurs variables. Les hyphes forment d'abord sous l'épiderme de l'hôte un stroma aux cellules uninucléées. Plus tard on trouve des cellules uninucléées et des cellules binucléées (Pl. IX, fig. 4, 6). La duplication des noyaux est réalisée par la fusion de deux cellules voisines (Pl. IX, fig. 2 à 4). Plusieurs générations de cellules binucléées se succèdent avant la formation de la téléutospore. La cellule

(1) Ils furent récoltés à Fontenay-sous-Bois en 1914. *Uromyces Ficariæ* formait des téléutosores bruns à la face inférieure des feuilles et sur le pétiole de *Ficaria ranunculoïdes*.

terminale de chaque chaîne binucléée devient la cellule basale, s'allonge, ses deux noyaux se divisent, une cloison se forme qui sépare à la partie supérieure une cellule-mère de téléutospore. La cellule-mère elle-même se divise et forme la téléutospore et son pédicelle. Plusieurs téléutospores sont souvent produites par la même cellule basale qui se ramifie (Pl. IX, fig. 5).

La duplication des noyaux dans cette forme se fait donc encore ici par un phénomène de cytogamie qui prend place à la base du jeune téléutospore mais à un niveau assez profond, plus profond que dans les cas précédents. Les cellules stériles binucléées, réduites à une courte chaîne dans les formes précédentes, prennent ici une certaine importance. Le tronçon binucléé devient prépondérant dans la micro-forme que nous allons étudier maintenant, *Uromyces Scillarum*.

§ 4. — *Uromyces Scillarum* (Grev.) Winter.

Toutes les micro-formes étudiées précédemment nous ont offert des phénomènes très analogues. Dans toutes on observe sur un mycélium uninucléé la naissance des téléutospores à la suite d'une duplication des noyaux survenue à la base du sore.

Uromyces Scillarum constitue une micro-forme d'un type différent des précédentes : le mycélium y est binucléé et les téléutospores naissent de cellules binucléées sans que rien de particulier ait lieu à la base du téléutospore ainsi que la chose se passe dans le cas des Urédinées complètes ou dans le cas des deux brachy-formes *Puccinia obtegens* et *Uromyces Glycyrrhizæ* étudiées par Olive (1913).

Le caractère binucléé du mycélium végétatif de l'*Uromyces Scillarum* a été reconnu par Blackman et Fraser (1906) ; nos observations confirment les leurs.

L'*Uromyces Scillarum* étudié par nous formait au mois de mai des téléutospores brun foncé disposés en cercles concentriques sur les deux faces des feuilles d'un *Endymion nutans* (1). Le mycélium intercellulaire est formé d'articles binucléés (Pl. IX, fig. 7 à 9); il donne naissance directement aux téléutospores. Il y a d'abord, sous l'épiderme, formation d'un massif d'hyphes à cellules binucléées sensiblement isodiamétriques (Pl. IX, fig. 10); les cellules de la partie supérieure s'élargissent ensuite, s'allongent, deviennent directement les cellules basales du téléutospore (Pl. IX, fig. 11). On n'observe aucun phénomène de cytogamie à la base du sore.

On peut donc distinguer parmi les micro-formes deux types de développement selon que les téléutospores se forment sur un mycélium végétatif uninucléé ou sur un mycélium végétatif binucléé. Entre ces deux types extrêmes se placent des intermédiaires comme *Uromyces Ficariae* où le tronçon binucléé prend une certaine importance au-dessous des téléutospores.

Ces deux cas, morphologiquement très semblables, sont très différents au point de vue nucléaire. Dans l'un d'eux l'appareil végétatif est à cellules uninucléées, dans l'autre il est formé de cellules à deux noyaux.

Dans le premier type des phénomènes de cytogamie se produisent à la naissance du sore, dans le second la structure binucléée est réalisée d'une manière précoce et sa naissance doit être recherchée soit dans le mycélium végétatif, soit à son origine.

Nous ignorons où et comment se fait la duplication des noyaux chez *Uromyces Scillarum* mais il nous paraît vraisemblable de croire qu'elle se produit dès la germination de la sporidie ou à un moment précoce du développement sans que rien dans la morphologie des cellules ne trahisse

(1) Matériel récolté à Fontenay-sous-Bois, en mai 1914.

l'existence des phénomènes intimes qui modifient leur structure nucléaire. En effet, le cas de l'*Uromyces Scillarum* nous semble tout à fait comparable à celui des Basidiomycètes où les basides se forment sur un mycélium binucléé sans qu'on sache dans la plupart des cas l'origine de sa structure binucléée. On sait cependant que chez *Hypochnus terrestris* le premier dikaryon se fait dans la basidiospore d'après Kniep (1913), que chez les Coprins d'après Nichols (1904), chez *Coprinus nycthemerus* d'après Kniep (1913) il se forme en un endroit quelconque du mycélium mais à une période précoce du développement. Le premier dikaryon de l'*Uromyces Scillarum* doit sans doute se faire dans les mêmes conditions que le premier dikaryon des Basidiomycètes.

De toute l'étude que nous venons de faire de l'origine des dikaryocytes chez les Urédinées fondée sur l'observation de formes complètes et de formes incomplètes, de formes pourvues d'écidies et de formes sans écidies, il résulte que le phénomène le plus général qui donne lieu à la duplication des noyaux de ce groupe de Champignons consiste en un phénomène de cytogamie qui prend place en général à la base d'un cæoma ou d'une écidie mais qui peut aussi se faire à la base d'un autre sore quand le sore écidien fait défaut. L'étude du dernier cas étudié nous montre que la duplication des noyaux n'est pas nécessairement liée à la naissance d'une fructification et qu'elle peut se faire en un autre endroit du développement comme cela se produit chez les Basidiomycètes.

Nous tirerons parti de ces données pour rechercher dans le prochain chapitre quelle est la signification de la duplication des noyaux chez les Urédinées et d'une manière générale chez les Champignons au point de vue des phénomènes de la sexualité chez ces végétaux.

CHAPITRE III

LA SIGNIFICATION SEXUELLE DE LA CYTOGAMIE.

Si l'on met à part le cas très spécial de l'*Endophyllum* que nous avons décrit comme forme écidienne uninucléée toutes les Urédinées jusqu'ici connues possèdent un tronçon binucléé dont l'importance dans le cycle évolutif est parfois considérable et qui occupe quelquefois le cycle évolutif tout entier. Cette structure binucléée a été considérée par tous les auteurs comme ayant des rapports étroits avec la reproduction sexuelle soit qu'elle précède la fécondation, comme le veulent Dangeard et Sappin-Trouffy, soit qu'au contraire elle lui succède, comme le veulent la plupart des auteurs. L'opinion qui voit dans la duplication des noyaux chez les Champignons une conséquence de la fécondation a gagné du terrain dans ces dernières années grâce aux descriptions qu'ont données Schikorra (1909), Claussen (1912), Bessonoff (1914 ^{1, 2}) des phénomènes cytologiques qui prennent place à la base du périthèce de certains Ascomycètes. D'après eux, le ou les noyaux venus de l'anthéridie s'accoleraient sans se fusionner au noyau unique ou aux noyaux multiples de l'oogone et les paires de noyaux ainsi associés formeraient autant de dikaryons dont l'ensemble est comparable au tronçon binucléé des Urédinées. Nous n'avons pas à discuter ici la conception de ces auteurs ni l'exactitude des faits sur lesquels elle repose mais, en ce

qui concerne les Urédinées, il ne nous paraît pas que le prélude de la formation du tronçon binucléé constitue une fécondation. Nous discuterons successivement les deux opinions qui ont été émises à ce point de vue au sujet des phénomènes de duplication des noyaux : les uns, avec Vuillemin (1896), Maire (1900²), considèrent que la duplication des noyaux à l'origine du tronçon binucléé constitue un acte entièrement comparable à la fécondation des êtres supérieurs ; d'autres (Christman, 1905 ; Pavillard, 1912) considèrent que le même phénomène constitue un premier acte de la fécondation dont l'acte final prend place dans la téléutospore lors de la fusion dangeardienne.

Pour la plupart des auteurs les cellules qui se fusionnent dans le phénomène de Christman sont des gamètes, reçoivent le même nom que les cellules qui, chez les animaux et les plantes supérieures, fusionnent leurs noyaux peu après leur union.

L'un des principaux arguments des défenseurs de cette manière de dire consiste à considérer que la fusion des cellules chez les Urédinées tient vraiment la place d'une incontestable fécondation : à leurs yeux les cellules copulatrices sont de véritables gamètes, des gamètes femelles, des oosphères qui recevaient autrefois la fécondation par des spermaties. Cette fécondation est aujourd'hui disparue mais il reste des vestiges de son appareil initial sous la forme d'un trichogyne qui surmonte encore quelquefois les cellules en copulation ; ce trichogyne jouait, pense-t-on, un rôle comparable à celui du trichogyne des Floridées. On le voit, cet argument est lié de très près à l'adoption de la théorie de l'origine des Urédinées et des Champignons supérieurs aux dépens des Floridées ; une telle parenté nous paraît assez peu fondée pour qu'un argument qui lui emprunte toute sa valeur perde à nos yeux toute son importance.

Les partisans de l'assimilation des cellules copulatrices des Urédinées à des gamètes disposent d'un argument plus

sérieux relatif à la comparaison du résultat de cette copulation de cellules avec le résultat de la fécondation des plantes supérieures. Chez celles-ci la fécondation ouvre une phase nouvelle dans le cycle évolutif, la phase diploïde ; chez les Urédinées les deux noyaux réunis dans les cellules du tronçon binucléé paraissent à Vuillemin et à Maire équivalents au noyau diploïde du sporophyte des plantes supérieures. Les partisans de cette manière de voir admettent que l'ensemble des deux noyaux d'un dikaryocyte d'Urédinée correspond à un noyau unique de sporophyte de plante supérieure et constitue une unité biologique dont l'existence est consacrée par le nom de dikaryon. Examinons cette conception : le dikaryon représente-t-il un noyau diploïde ou deux noyaux haploïdes réunis dans une même cellule ? Constitue-t-il véritablement une unité nucléaire assimilable à l'unité nucléaire d'un noyau diploïde ?

Nous ne le pensons pas.

Les mitoses conjuguées qui frappent à la fois les deux noyaux d'un dikaryon ne sont qu'un cas particulier de la simultanéité avec laquelle se divisent des noyaux en nombre quelconque réunis au sein d'un même protoplasme et recevant de ce dernier aux mêmes moments les mêmes impulsions. Ce n'est pas un phénomène plus frappant que la simultanéité et parfois le synchronisme fidèle avec lequel se divisent les noyaux dans le thalle des *Vaucheria* (von Kursanow, 1911), dans celui des Mucorinées (Moreau, 1913²), dans les oogones et les anthéridies des Péronosporées (Stevens, 1899) et des Saprologéniées (Davis, 1903), dans les sporanges des Vampyrelles (Dangeard, 1900) et dans d'autres structures cénocytiques. Et de même que dans ces divers exemples le synchronisme de la division des noyaux n'est pas toujours réalisé d'une manière parfaite de même les deux noyaux d'un dikaryon ne se divisent pas toujours à la fois, nous avons rencontré quelques cas où l'un des

noyaux était dans un état de division avancée alors que l'autre entrait à peine en division.

Il existe également des cas où les deux noyaux du dikaryon n'ont pas du tout la même destinée. Maire (1900¹) a fait connaître chez *Endophyllum Sempervivi* la dégénérescence de l'un des noyaux dans l'écidiospore, il faut donc admettre une dissociation de l'unité nucléaire que constituerait le dikaryon, il faut croire à l'indépendance des noyaux dont l'un persiste alors que l'autre disparaît ; peut-être pourrait-on même penser que la disparition de l'un d'eux est le résultat d'un antagonisme, la conséquence d'une concurrence qui s'exerçait entre eux.

Que dira-t-on maintenant des cas nombreux observés par les auteurs, et rencontrés également par nous, où des files de cellules se maintiennent régulièrement avec trois, parfois quatre, noyaux par cellule ? L'existence de cellules régulièrement trinuéclées au cours de l'évolution d'un tronçon binuécléé est un phénomène fréquent qui se rencontre non seulement chez des Urédinées mais encore chez des Protozoaires pourvus de dikaryons : c'est ainsi que Dangeard (1910) l'a observé chez des *Arcella* dont quelques individus pourvus de trois, quatre et même six noyaux transmettaient ce même nombre de noyaux aux cellules résultant de leur division. Dira-t-on qu'il s'agit là de nouvelles unités biologiques, équivalentes chacune à un noyau unique qui renfermerait $3n$, $4n$ ou $6n$, chromosomes et l'existence de ces unités nucléaires s'imposera-t-elle au point qu'on crée pour elles les vocables de tri, tetra, ou hexakaryon ? Mais la même conception vaudrait pour les structures cénocytiques au moment des divisions simultanées de leurs noyaux ; tout l'appareil nucléaire d'une zygosspore de Mucorinée équivaldrait à un noyau unique pourvu d'un grand nombre de chromosomes. Nous ne pensons pas que les défenseurs de l'idée du dikaryon considéré comme équivalent à un noyau double adoptent pour les noyaux des zygosspores cette

manière de dire qui entraînerait l'abandon de toutes nos idées relativement à la structure nucléaire de tous les êtres cénocytiques.

Nous opposons d'autre part aux auteurs qui considèrent la cytogamie des Urédinées comme une fusion de gamètes et le premier dikaryocyte comme un œuf une objection qui nous est suggérée par la comparaison de l'origine du tronçon binucléé chez les Urédinées et chez les autres Champignons : chez les Urédinées le premier dikaryon naît de la fusion de deux cellules ; ailleurs (*Penicillium*) il naît de la fragmentation en cellules binucléées d'un ascogone primitivement multinucléé (Dangeard, 1907) ; chez certains Basidiomycètes (*Hypochnus*) il prend naissance par la division du noyau unique de la basidiospore (Kniep, 1913) ; chez certains Ascomycètes (*Hypomyces*) l'ascogone aux cellules binucléées provient d'un ascogone aux cellules uninucléées par division dans chaque cellule du noyau unique qu'elle renfermait (Moreau, 1914) ; ailleurs encore (forme rhacophylléenne de *Psathyrella disseminata*) le nombre des noyaux est amené à deux par la dégénérescence des noyaux supplémentaires (Moreau, 1913¹) ; chez les Urédinées elles-mêmes Holden et Harper (1903) citent le cas du *Coleosporium Sonchi-arvensis* où la sporidie divisant son noyau forme le premier dikaryocyte et Maire (1900¹) attribue l'origine du premier dikaryon dans l'*Endophyllum Semper-vivi* à une division de noyau non suivie de la formation d'une cloison. Tous ces phénomènes qui préludent à l'établissement du tronçon binucléé sont homologues ; la signification sexuelle de l'un entraîne la même signification sexuelle pour les autres. Si nous voyions une fécondation dans les cytogamies des Urédinées nous serions amenés à interpréter de même des phénomènes purement végétatifs comme une dégénérescence de noyaux ou une division mitotique banale.

Nous fondant donc sur la fragilité de la théorie de la descendance des Urédinées aux dépens des Floridées,

d'autre part nous refusant à considérer deux noyaux situés dans une même cellule comme un complexe nucléaire équivalent à un noyau unique diploïde, considérant la diversité des méthodes qui assurent chez les Champignons la naissance du premier dikaryon et reconnaissant l'impossibilité de les assimiler toutes à une fécondation nous rejetons l'opinion qui voit dans la fusion des cellules à l'origine du tronçon binucléé des Urédinées *toute* la fécondation et nous nous demandons maintenant si ce phénomène ne constitue pas une partie de la fécondation dont il serait le premier épisode.

Nous nous heurtons ici à la difficulté de définir d'une façon précise le terme de fécondation. Ce nom, employé par les anciens zoologistes pour les animaux supérieurs à une époque où on ignorait les phénomènes intimes de la reproduction sexuelle, a dû changer de sens avec les progrès de nos connaissances sur la reproduction. La fécondation chez les animaux désignait encore récemment d'une manière exclusive la fusion de deux gamètes ; le mot acquit chez les végétaux le même sens après avoir perdu celui d'union du tube pollinique et de l'ovule. Plus tard, quand fut attribuée aux noyaux toute l'importance qu'on leur donne aujourd'hui, le mot de fécondation désigna pour certains auteurs la fusion des noyaux ; celle-ci devint le phénomène capital de la reproduction sexuelle. Enfin les connaissances récentes sur la réduction chromatique laissent croire que c'est pendant ce phénomène que s'unissent les substances paternelle et maternelle ; on pourrait peut-être penser que là se trouve le phénomène capital de la reproduction sexuelle. Quoi qu'il en soit le mot de fécondation éveille aujourd'hui la notion de trois ordres de phénomènes : une fusion de cellules, une fusion de noyaux, une réduction chromatique.

Chez les animaux supérieurs ces trois phénomènes sont liés d'une manière étroite : la réduction chromatique précède

immédiatement la formation des gamètes et la fusion de ces derniers est suivie de près par la fusion de leurs noyaux. Dans beaucoup d'autres cas ces trois phénomènes se succèdent immédiatement quoique dans un ordre différent : ainsi chez les Algues (*Spirogyra* d'après Karsten (1908) et Tröndle (1911), *Zygnema* d'après Dangeard (1909) et d'après Kurssanow (1911), *Chlamydomonas* d'après Dangeard (1898)) les phénomènes sexuels débutent par la fusion des gamètes, continuent par la fusion des noyaux suivie immédiatement par la réduction chromatique. Fusion cellulaire, fusion nucléaire, réduction chromatique constituent chez ces êtres ce qu'on peut appeler l'acte sexuel complet.

Chez d'autres êtres vivants ces trois phénomènes peuvent se dissocier dans le cycle évolutif ; c'est ainsi que chez les Fougères et chez les plantes supérieures la réduction chromatique ne suit pas immédiatement la fusion des noyaux et que chez les Urédinées la fusion nucléaire ne suit pas immédiatement la fusion cellulaire ; on peut cependant considérer que des rapports étroits relient ces trois phénomènes et on peut dire que la fécondation au sens large du mot commence chez les Urédinées avec la fusion des cellules et se termine par la réduction chromatique. C'est en ce sens qu'on peut soutenir avec Christmann et Pavillard que si la fusion des cellules à la base des écides n'est pas la fécondation elle en constitue le premier épisode.

Cependant il s'agit dans cette manière de voir de la fécondation comprise dans un sens très large. Presque tous les biologistes qui ont parlé de la fécondation en ont fait un phénomène localisé dans le temps et dans l'espace, un phénomène ayant lieu en un point précis du cycle évolutif et dans un organe déterminé ; ils ont employé le mot de fécondation dans un sens restreint et c'est ainsi qu'on l'entend quand on dit que la fécondation chez les Urédinées se fait lors de la fusion des cellules ou lors de la fusion des noyaux. Nous pensons que peu de biologistes refusent le

nom de fécondation au sens large à l'ensemble des trois phénomènes de l'acte sexuel complet et que les divergences ne naissent que lorsqu'on parle de la fécondation dans un sens restreint.

Avec la plupart des biologistes nous considérons comme fécondation au sens large l'ensemble des phénomènes de fusion cellulaire, de fusion nucléaire et de réduction chromatique. Mais les trois épisodes de cet acte sexuel complet n'ont pas à nos yeux la même importance : en particulier la fusion cellulaire que certains considèrent comme le phénomène capital de la reproduction sexuelle chez les Urédinées ne nous paraît pas en être le phénomène essentiel ; cette fusion cellulaire peut en effet manquer au début de l'établissement du tronçon binucléé non seulement chez les Urédinées mais encore chez d'autres Champignons où elle est remplacée par des phénomènes de nature végétative tels que dégénérescences nucléaires ou divisions de noyaux. La fusion cellulaire nous paraît donc ne pas être le phénomène capital de l'acte sexuel complet dont les parties essentielles sont les phénomènes nucléaires.

Vuillemin (1912) suggère pourtant que la formation d'une cellule binucléée pourrait s'accompagner de la fusion d'éléments très importants au point de vue de la sexualité et qui, soit par leur manque de forme définie, soit par l'ignorance où nous sommes de les faire apparaître dans des préparations colorées, échappent à nos yeux ; il désigne même sous le nom d'« amorphogamie » l'ensemble des phénomènes qui constituent ces fusions indépendantes de la morphologie. Nous ne saurions négliger l'intérêt possible de ces phénomènes hypothétiques mais nous ne pouvons sacrifier en leur faveur l'importance que nous avons le droit d'attribuer aux phénomènes certains et bien reconnus que sont les phénomènes nucléaires.

Les phénomènes nucléaires nous paraissent constituer dans l'état actuel de nos connaissances la partie importante

de la reproduction sexuelle et nous devons nous demander ce qui est le plus essentiel ou de la fusion des noyaux ou de la réduction chromatique et auquel de ces deux phénomènes revient le nom de fécondation au sens strict.

Les zoologistes soutenaient autrefois, et cette opinion est encore chez eux répandue, que la fusion des noyaux est une conséquence de la réduction chromatique ; cette conception est en contradiction avec ce que nous ont appris les recherches sur l'évolution nucléaire des êtres inférieurs qui nous montrent au contraire la réduction chromatique être une conséquence de la fusion des noyaux.

La fusion des noyaux est donc le *phénomène central* de l'acte sexuel, la fusion cellulaire en est le *prélude* non nécessaire et la réduction chromatique en est la *conséquence* proche ou lointaine. La fusion nucléaire nous paraît, dans l'état actuel de nos connaissances, tenir la place prépondérante dans l'acte sexuel, constituer le phénomène capital de la reproduction sexuelle et mériter au sens étroit du mot le nom de fécondation.

C'est ce phénomène que nous allons maintenant étudier chez les Urédinées et comme chez ces êtres il est immédiatement suivi par la réduction chromatique la seconde partie de ce travail sera consacrée à l'ensemble des deux phénomènes : fusion des noyaux, réduction chromatique.

DEUXIÈME PARTIE

LA KARYOGAMIE ET LA RÉDUCTION CHROMATIQUE

Dans la première partie de ce travail nous avons vu comment s'établit la condition binucléée dans le cycle évolutif des Urédinées. Grâce à des phénomènes de cytogamie se forme un mycélium binucléé producteur d'écidiospores, d'urédospores, de téléutospores. Les phénomènes nucléaires dont ces dernières sont le siège marquent la fin de la structure binucléée et le retour à l'état uninucléé ; par une fusion qui prend place dans la téléutospore âgée ses deux noyaux se réunissent en un noyau de conjugaison qui dès les premières divisions manifeste des phénomènes de réduction chromatique. Ce sont ces phénomènes de karyogamie et de réduction chromatique que nous allons étudier mais avant de le faire il convient de bien s'entendre sur le sens précis que nous attribuons au mot karyogamie.

Il faut, en effet, savoir quand on parle de la karyogamie chez les Urédinées si on entend la réunion de deux noyaux en un seul possédant sous une même enveloppe nucléaire la chromatine des deux autres ou si, avec Vuillemin (1910), ce mot désigne la réunion de deux noyaux dans une seule cellule qui, chez les Urédinées, marque le début du tronçon binucléé. La duplication des noyaux est pour Vuillemin et Maire un phénomène homologue de la fusion des noyaux ou karyogamie des êtres supérieurs et reçoit par suite le même nom. Nous avons discuté cette conception

dans un chapitre antérieur et ce que nous en avons dit nous oblige à réserver le nom de karyogamie chez les Urédinées à la seule fusion qui prend place dans la téléutospore. Ce faisant nous sommes d'accord avec la majorité des botanistes pour lesquels le terme karyogamie est synonyme de fusion de deux noyaux en un seul.

La fusion des deux noyaux de la téléutospore en un seul n'est pas pour Vuillemin et Maire une karyogamie, ils lui réservent le nom de karyomixie ; ils désignent sous ce vocable une fusion de noyaux suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Ainsi pour eux la fusion des noyaux des gamètes des animaux supérieurs est une karyogamie, la fusion des noyaux des gamètes d'un Spirogyre est une karyomixie.

Nous préférons conserver, comme le font la plupart des cytologistes, le nom de karyogamie à la fusion de deux noyaux en un seul, cette définition ne préjugeant en rien des suites de la fusion : ou bien l'état haploïde se réalisera dès les premières divisions qui suivront la fusion ou bien une phase diploïde s'introduira dans le cycle évolutif ; le phénomène de fusion nous paraît le même dans les deux cas, les deux cas ne différant l'un de l'autre que par le caractère immédiat ou tardif de la réduction chromatique. La karyogamie des Urédinées désignera pour nous la fusion des noyaux qui a lieu dans la téléutospore.

Les phénomènes de karyogamie chez les Urédinées ont été découverts par Dangeard et Sappin-Trouffy en 1893. Cette découverte marque une date importante dans l'histoire de la sexualité chez les Champignons puisque c'est à cette époque qu'a été signalée pour la première fois la fusion de noyaux qui a été retrouvée depuis dans tous les autres groupes de Champignons supérieurs. C'est en même temps la première mention qui a été faite d'une modalité nouvelle de la sexualité, généralisée depuis chez les Champignons et aussi chez les Protozoaires, et qui a reçu le nom d'auto-

gamie ; à ce point de vue les Urédinées tiennent une place capitale dans l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des êtres inférieurs.

Sappin-Trouffy dans ses « Recherches histologiques sur les Urédinées » (1896²) a étendu la découverte de la karyogamie à un grand nombre d'espèces d'Urédinées. Beaucoup d'auteurs l'ont retrouvée depuis et nous-même l'avons observée dans toutes les formes téléutosporifères que nous avons examinées : *Phragmidium subcorticium* (Schrank) Winter, *Puccinia Malvacearum* Mont., *Puccinia Buxi* D. C., *Uromyces Ficariæ* (Schum.) Winter, *Uromyces Scillarum* (Grev.) Winter, *Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr., *Coleosporium Melampyri* (Rebent.) Klebahn, *Coleosporium Sonchi* (Pers.) Lév., etc. La karyogamie présente dans ces formes les caractères indiqués par les auteurs, aussi nous ne nous y arrêterons pas.

La fusion des noyaux dans la téléutospore amène la formation d'un noyau diploïde. La phase diploïde n'est pas de longue durée : Sappin-Trouffy a observé que la karyogamie est suivie immédiatement d'une réduction chromatique. Sappin-Trouffy n'a pas étudié les détails de cette réduction chromatique mais les figures karyokinétiques qu'il a rencontrées, d'une part dans le mycélium végétatif, d'autre part au moment de la germination de la téléutospore, l'ont conduit à admettre que les deux mitoses qui se produisent lors de la formation du promycélium sont des mitoses réductrices.

Dans une Note préliminaire Dangeard et Sappin-Trouffy (1895) signalent deux chromosomes au cours de la division du noyau végétatif chez *Puccinia Liliacearum*. En 1896 Sappin-Trouffy étend à un grand nombre de cas la description de la mitose à deux chromosomes qu'il avait précédemment signalée avec Dangeard. Cette mitose présente les mêmes caractères dans toutes les espèces : la membrane nucléaire disparaît et le nucléole est abandonné à quelque

distance sur le côté ; deux chromosomes se forment et une ligne de substance achromatique apparaît. Cet axe achromatique est un fuseau, comme nous le verrons plus loin, mais Sappin-Trouffy est réservé sur sa signification. Chaque chromosome s'étire et se divise en deux ; les noyaux-filles, comme le noyau-mère, auront deux chromosomes.

Lors de la germination de la téléutospore « la première figure karyokinétique du noyau de fusion au lieu de présenter quatre chromosomes, comme ce serait le cas dans une division ordinaire, n'en présente que deux ; il y a donc dans cette division réduction de moitié du nombre des chromosomes du noyau sexuel. Les deux chromosomes sont moniliformes et placés à droite et à gauche d'un axe de substance amorphe qui sert d'axe à la division. Leur volume est deux fois plus grand que dans les noyaux végétatifs ; cependant la division n'en présente pas moins la même marche, les mêmes caractères.

« A peine cette division est-elle achevée que les noyaux de la première génération commencent une nouvelle bipartition. Ces noyaux ne passent donc pas à l'état de repos pour compléter par la nutrition leurs éléments ; la substance chromatique reste compacte et n'augmente pas de volume ; il n'y a pas de nucléole ni de membrane nucléaire. Il en résulte que les chromosomes sont moitié plus petits que ceux du noyau générateur. A part cela, la division n'offre rien de particulier. Les deux chromosomes se retrouvent dans les noyaux de la seconde génération avec moitié moins de substance chromatique.

« En résumé, le noyau sexuel subit deux bipartitions successives : la première est réductionnelle du nombre des chromosomes ; la seconde est à la fois équationnelle et réductionnelle de la substance chromatique, de telle sorte que les quatre noyaux de la seconde génération sont, par rapport au noyau sexuel, des demi-noyaux, c'est-à-dire des noyaux de structure normale. Ce sont ces noyaux, ainsi réduits, qui

passent dans les sporidies et qui deviennent le point de départ des noyaux des nouvelles plantes. »

Tels sont, d'après Sappin-Trouffy, les phénomènes qu'on observe dans le noyau des Urédinées au cours des deux sortes de divisions, divisions végétatives, divisions réductrices, qui prennent place dans le cycle évolutif complet.

Les observations de Sappin-Trouffy ont été confirmées par Maire (1902). Pour Poirault et Raciborski (1895) il n'y a qu'un seul chromosome dans le noyau des Urédinées. Au contraire Juel (1898), Holden et Harper (1903), Blackman (1904), Christman (1905), Olive (1908¹), Hoffmann (1912), Arnould (1913) croient à l'existence chez les Urédinées d'un nombre de chromosomes supérieur à deux. La plupart de ces auteurs ont étudié la division du noyau de fusion qui s'effectue à la germination de la téléospore. Nous avons porté une attention spéciale à cette division ; nous lui avons reconnu les caractères particuliers d'une division réductrice. Ce sont les phénomènes dont le noyau de fusion est le siège au cours de la réduction chromatique que nous allons décrire ; avant de le faire il convient de savoir quel est le nombre haploïde de chromosomes de l'Urédinée qui va nous occuper, il convient d'étudier la mitose somatique. Au cours de cette étude nous verrons comment les chromosomes se comportent pendant la mitose somatique ; nous pourrons alors comparer les mitoses réductrices aux mitoses somatiques.

Notre étude a porté sur le genre *Coleosporium*. Ce genre est assez favorable aux recherches histologiques car chez les *Coleosporium* les noyaux sont relativement gros.

Division végétative.

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fr. forme au printemps et en été à la face inférieure des feuilles de *Senecio* des fructifications orangées, des caëomas, qui constituent selon

nous, avec Poirault et Raciborski (1895), une seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis*. La première forme s'établit sur *Pinus silvestris* et on la connaît sous le nom de *Peridermium Pini*.

Sappin-Trouffy a désigné les fructifications qui nous occupent sous le nom d'urédosores à cause de leur place dans le cycle évolutif. Nous avons dit ailleurs ce que nous en pensons : puisque les spores se forment en séries linéaires avec cellules intercalaires nous les considérons comme des écidiospores et nous les appellerons *cæomaspores* ou écidiospores de seconde formation pour les distinguer des écidiospores de première formation qu'on trouve sur le Pin. Ce sont des *cæomaspores* parce qu'elles se forment dans des *cæomas* c'est-à-dire dans des écidies dépourvues de pseudo-péridium et ce sont des écidiospores de seconde formation parce qu'elles naissent sur un mycélium à cellules binucléées.

Les écidiospores de seconde formation, comme les écidiospores de première, sont produites en chaînes par le jeu de cellules basales ; celles-ci découpent à leur partie supérieure des cellules-mères d'écidiospores. Chaque cellule-mère se divise ensuite pour donner une écidiospore et une cellule intercalaire.

Nous avons étudié la division des noyaux : 1° dans les cellules basales avant la formation des cellules-mères des écidiospores, 2° dans les cellules-mères elles-mêmes. Ces deux divisions présentent les mêmes caractères, ce sont toutes deux des mitoses végétatives (1).

(1) L'étude de la seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis* nous fournit l'occasion de rappeler ici que nous avons observé dans ces spores, comme dans celles d'autres Urédinées, et dans le mycélium sous-jacent de nombreux corpuscules métachromatiques (Moreau F. et M^{me}, 1913) et beaucoup de mitochondries (M^{me} Moreau, 1914⁴).

Les corpuscules métachromatiques présentent le caractère ordinaire. (Nous les avons mis en évidence par l'emploi du bleu polychrome suivi d'une régression au glycerinethermischung après fixation à l'alcool ou au

Les deux noyaux d'une cellule basale sont généralement placés côte à côte (Pl. X, fig. 1, 2). Chacun d'eux est le plus souvent sphérique ; il comprend : un nucléole arrondi, presque toujours excentrique, entouré d'une auréole claire, un nucléoplasme finement réticulé limité par une membrane nucléaire nette, enfin un centrosome situé contre la face externe de la membrane nucléaire et dont nous avons signalé récemment l'existence chez les Urédinées en dehors des périodes de division nucléaire (M^{me} Moreau, 1913¹). Cet organe n'a guère été mentionné par les auteurs (Poirault et Raciborski, 1895 ; Juel, 1898 ; Holden et Harper, 1903 ; Blackman, 1904 ; Christman, 1907 ; Olive, 1908¹) que pendant la division du noyau. Sappin-Trouffy (1896²) et Maire (1902) à aucun moment de la mitose n'ont vu de centrosome chez les Urédinées ; Maire considère même l'absence de centrosome chez les Urédinées comme un caractère de dégradation infligé à ces Champignons par le parasitisme. Le centrosome n'a été figuré qu'une fois, et avec doute, dans un noyau au repos par Olive (1908¹) chez *Puccinia Cirsii lanceolati*. Nos observations nous permettent d'affirmer l'existence d'un centrosome chez les Urédinées en dehors des périodes de division du noyau.

Au moment de la division le réseau nucléaire se condense

picro-formol.) Dans le mycélium sous-écidien le chondriome est formé de quelques chondriocontes et d'un assez grand nombre de mitochondries très petites (Pl. XIV, fig. 11). Le chondriome des spores est presque exclusivement granuleux : les mitochondries, sensiblement toutes de même taille, sont de petites dimensions ; de très rares écidiospores renferment quelques chondriocontes courts, trapus, dont la longueur dépasse à peine deux fois la largeur (Pl. XIV, fig. 12 à 14).

Nous insistons sur le caractère surtout — et presque exclusivement — granuleux du chondriome des spores chez les Urédinées. Nous avons observé, en effet, que les téléutospores âgées de *Puccinia Malvacearum* et de *Phragmidium subcorticium* renferment un chondriome exclusivement formé de mitochondries. Toutes ces spores sont des organes de vie latente ; il est possible que le caractère granuleux du chondriome soit trouvé général dans tous les organes du même genre.

et se scinde directement en deux masses chromatiques allongées (Pl. X, fig. 3). Ces deux masses, par un procédé de condensation graduelle continue, se transforment en deux chromosomes à contour lisse (Pl. X, fig. 4).

Les deux noyaux de la cellule basale subissent en même temps la transformation prophasique que nous venons de décrire; ils se divisent simultanément; c'est le phénomène de « division conjuguée ».

Pendant la prophase la membrane nucléaire disparaît et le centrosome se divise en deux. Chacun des centrosomes-fils va occuper l'extrémité d'un fuseau achromatique qui apparaît bientôt; ce fuseau n'est autre que l'« axe de substance achromatique » de Sappin-Trouffy. C'est un fuseau typique, un fuseau aminci aux deux bouts et terminé par un centrosome à chaque extrémité.

Quand le fuseau apparaît, alors qu'il n'est encore qu'ébauché dans le cytoplasme, certains chromosomes paraissent clivés longitudinalement (Pl. X, fig. 4); peut-être s'agit-il d'une division longitudinale précoce s'effectuant dès la fin de la prophase.

A la métaphase chacun des deux chromosomes, situés sur le fuseau et en son milieu, se dédouble, donne naissance, par une division longitudinale perpendiculaire à l'axe du fuseau; à deux chromosomes-fils (Pl. X, fig. 5).

Un stade ultérieur montre quatre chromosomes se dirigeant deux par deux vers les centrosomes (Pl. X, fig. 6 à 8).

Arrivée au pôle chaque paire contribue à la constitution d'un nouveau noyau (Pl. X, fig. 9 à 11). Il y a transformation des chromosomes en réseau et les noyaux-fils ont exactement la même constitution que le noyau-père qui leur a donné naissance.

Le nucléole, rejeté dans le cytoplasme lors de la disparition de la membrane nucléaire, reste visible pendant toute la division. Il diminue de taille au fur et à mesure que la

division s'avance ; il devient de moins en moins colorable pendant l'anaphase ; il disparaît à la fin.

Des quatre noyaux produits par la division simultanée des deux noyaux de chaque cellule basale du cœoma les deux supérieurs deviennent les deux noyaux d'une cellule-mère d'écidiospore séparée à la partie supérieure de la cellule basale par un cloisonnement cellulaire qui suit presque immédiatement la division nucléaire, les deux inférieurs restent dans la cellule basale. Une nouvelle division de ces deux noyaux, suivie d'un nouveau cloisonnement cellulaire, donnera une nouvelle cellule-mère d'écidiospore et ainsi de suite (Pl. X, fig. 17). Quant aux deux noyaux de chaque cellule-mère d'écidiospore ils se divisent une fois : deux des quatre noyaux produits deviennent les noyaux d'une écidiospore, les deux autres sont ceux d'une petite cellule, la cellule intercalaire, qui se découpe à la partie inférieure de la cellule-mère. La division simultanée des deux noyaux de la cellule-mère présente essentiellement les mêmes caractères que la division des noyaux de la cellule basale (Pl. X, fig. 12 à 16).

La division karyokinétique dans les jeunes cœomas de *Coleosporium Senecionis*, la division somatique, est donc caractérisée par la présence d'un fuseau, de deux centrosomes, de deux chromosomes et par l'absence de membrane nucléaire. Ces caractères sont aussi ceux de la division somatique de *Phragmidium subcorticium* que nous avons décrite dans une Note antérieure (M^{me} Moreau, 1913²). Nous les avons retrouvés également chez *Puccinia Violæ* (Schum.) D. C., *Puccinia Buxi* D. C. (Pl. VIII, fig. 17) et *Endophyllum Euphorbiae* D. C. (Winter) var. *uninucleatum* (voir p. 45). A la prophase il ne se forme pas de spirème ; le réseau nucléaire se transforme directement en deux chromosomes qui, dès la fin de la prophase ou au commencement de la métaphase, subissent une division longitudinale qui donne naissance à quatre chromosomes-fils. La métaphase

est courte; au contraire l'anaphase dure longtemps, aussi ce stade est souvent rencontré.

Nos observations sur la division somatique du noyau des Urédinées confirment celles de Sappin-Trouffy relativement au nombre de chromosomes. Elles font connaître en outre l'existence d'un fuseau nucléaire bien caractérisé et d'une plaque équatoriale nette qui lui avaient échappé. Enfin un centrosome est décrit sur la membrane nucléaire pendant le repos.

Depuis Sappin-Trouffy et Maire la division somatique a été peu étudiée chez les Urédinées à cause de la difficulté qu'elle présente; chez les Urédinées, en effet, les noyaux sont petits et les chromosomes aussi. Blackman (1904), qui l'a étudiée chez *Phragmidium violaceum* et *Gymnosporangium clavariaeforme*, considère la division nucléaire végétative d'une Urédinée comme un cas de division directe, comme un cas d'amitose. Dittschlag (1910) est du même avis. Pour Olive (1908¹), chez *Triphragmium ulmariae*, le processus est un phénomène mitotique et non de la nature d'une amitose comme Blackman le prétend pour le *Phragmidium*; quant au nombre de chromosomes il semble être de huit chez le *Triphragmium*. Dans quelques autres espèces un certain nombre d'auteurs croient comme Olive à une division indirecte mais la plupart ne se prononcent pas sur le nombre des chromosomes qu'ils tiennent pour supérieur à deux.

Si nous mettons à part Sappin-Trouffy et Maire nous nous trouvons donc en présence de deux opinions: Pour les uns la division somatique du noyau des Urédinées est une division directe, pour les autres c'est une division indirecte qui semble s'effectuer avec un nombre de chromosomes indéterminé, supérieur à deux. Ce désaccord s'explique facilement. En effet, si on a douté jusqu'ici de la nature de la division c'est qu'un fuseau net n'avait pas été trouvé. Si le nombre des chromosomes n'a pu être déterminé c'est que

la plaque équatoriale a manqué. La rareté des figures de métaphase que nous avons signalée plus haut explique pourquoi ce stade n'a pas été observé. Au contraire l'anaphase étant de longue durée des aspects d'anaphase sont souvent rencontrés ; tous les auteurs en ont figuré mais ils ont figuré et observé soit des anaphases plus ou moins avancées, soit des anaphases plus ou moins différenciées, d'où l'impossibilité de compter le nombre des chromosomes des espèces étudiées. Comme le nombre de chromosomes caractéristique d'une division nucléaire donnée est celui qu'on observe à la prophase et à la métaphase il paraît établi, d'après nos recherches, qu'il y a *deux* chromosomes dans le noyau végétatif de *Coleosporium Senecionis* et dans celui de *Phragmidium subcorticium*, de *Puccinia Violae*, de *Puccinia Buxi*, d'*Endophyllum Euphorbiae* var. *uninucleatum* comme nous l'avons indiqué.

Connaissant maintenant le nombre de chromosomes caractéristique de la mitose somatique de *Coleosporium Senecionis*, connaissant d'autre part les caractères de cette mitose nous pouvons étudier les mitoses réductrices.

Mitoses réductrices. — Réduction chromatique.

§ 1. — *Coleosporium Senecionis* (Pers.) Fr.

Coleosporium Senecionis que nous avons étudié forme ses téléutospores à l'automne à la face inférieure des feuilles de *Senecio vulgaris*. Elles se présentent sous la forme de cellules allongées, fortement pressées les unes contre les autres, donnant naissance à des sores compacts recouverts par l'épiderme de l'hôte. Leur développement a lieu du centre à la périphérie.

Chaque téléutospore, qui est unicellulaire, contient à l'état jeune deux noyaux (Pl. X, fig. 18). Chacun d'eux possède une structure réticulée, un nucléole excentrique,

une membrane nucléaire nette et un centrosome (Pl. X, fig. 24).

Quand la téléutospore vieillit les deux noyaux s'approchent l'un de l'autre, arrivent au contact (Pl. X, fig. 19) et se fusionnent : la membrane qui les sépare disparaît ; les deux nucléoles restent séparés pendant quelque temps (Pl. X, fig. 25) puis se fondent en un seul (Pl. X, fig. 26). Le noyau double qui résulte de cette fusion est de taille assez grande et occupe le centre de la téléutospore (Pl. X, fig. 20). Ce sont les changements présentés par ce noyau au cours de la germination de la téléutospore qui vont nous intéresser (1). Cette germination a lieu sur place aussitôt la fusion nucléaire ; elle se traduit par la formation d'un promycélium interne d'abord bicellulaire (Pl. X, fig. 21, 22) qui devient ensuite tétracellulaire (Pl. X, fig. 23) ainsi que l'ont montré les travaux de Sappin-Trouffy (1896²).

Noyau au repos.

Le noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* possède à l'état quiescent une structure réticulée (Pl. X, fig. 26) ; le réseau est constitué de filaments chromatiques anastomosés. Le nucléole, sphérique ou elliptique, est entouré d'une zone claire et généralement placé contre la face interne d'une membrane nucléaire toujours fort nette. Un centrosome est visible sur la face externe de celle-ci.

Nous allons parcourir les différents stades que présente ce noyau pendant les deux divisions successives au cours desquelles s'effectue la réduction chromatique. A propos de chacun des stades nous comparerons quand il y aura lieu

(1) Le matériel qui a servi à faire cette étude nous a été aimablement communiqué par M. Arnaud chef de travaux à la station de Pathologie végétale de Paris. Les échantillons ont été fixés au picro-formol, colorés ensuite par l'hématoxyline au fer selon la méthode de Heidenhain.

les aspects que nous observerons à ceux qui ont été fournis aux auteurs par l'examen d'autres matériels, surtout plantes supérieures et animaux, les Champignons n'ayant donné lieu jusqu'ici qu'à des descriptions pour la plupart incomplètes. Nous serons aidée dans l'interprétation des figures que nous rencontrerons par les interprétations qu'ont déjà données d'aspects analogues quelques-uns des auteurs qui les ont observés.

Première mitose.

1. *Prophase.*

Le début de la prophase consiste dans la transformation du réseau en une structure filamenteuse (Pl. XI, fig. 1) : les anastomoses s'effacent et les filaments chromatiques se dégagent de plus en plus ; ils sont entièrement colorables mais se montrent irrégulièrement épaissis et granuleux par endroits. Les granulations chromatiques apparentes ne sont que des portions plus renflées et plus chromatiques d'un filament ou bien des renflements nodaux véritables situés aux points de rencontre des divers filaments ou bien encore des coupes optiques de parties qui s'enfoncent dans la préparation et qui par conséquent paraissent plus épaisses et plus colorées que les autres.

La plupart des auteurs tiennent pour des corpuscules autonomes les portions plus épaisses et plus colorées qu'on observe ainsi dans certains noyaux ; les filaments seraient formés d'une bande lininienne mince supportant une rangée de granules.

D'après Grégoire et Wygaerts (1904) il y a peut-être à distinguer un substratum achromatique et une substance chromatique mais si cette distinction existe il faut admettre que la substance chromatique imprègne le substratum

achromatique et qu'elle ne forme pas de corpuscules autonomes qui seraient fixés sur le substratum.

En 1906 Grégoire admet l'existence de ces deux groupes de substances : « La genèse des apparentes granulations rapprochée des caractères morphologiques qu'elles présentent montre qu'elles résultent simplement d'un ramassement de plus en plus considérable de la substance chromatique *imprégnant* primitivement le réseau mais abandonnant ensuite certaines portions de la trame achromatique et s'accumulant en d'autres, de préférence aux points nodaux. Ce ne sont pas des granulations autonomes ; ce ne sont que des sortes de *gouttelettes* de substance chromatique, celle-ci ayant coulé sur le substratum de manière à se rassembler, fort irrégulièrement d'ailleurs, en certains endroits quelconques. »

Pour Allen (1905) et Strasburger (1905) les portions plus épaissies, plus colorées en général, seraient de nature lininienne mais elles incluraient des corpuscules chromatiques.

D'après Strasburger ce qui établit l'autonomie des granulations apparentes c'est qu'on les voit au stade spirème se réunir les unes aux autres en groupes bien définis, alignés sur les rubans chromosomiques et constituant ce qu'on a appelé les « chromomères » ou « ides » de Weismann.

Nous ne croyons pas à l'existence de granulations autonomes dans le noyau de *Coleosporium Senecionis* ; les filaments que nous avons observés nous ont paru chromatiques dans toute leur étendue et les granules apparents que nous avons signalés ne sont, pensons-nous, que des portions plus épaisses et plus chromatiques de ces filaments, que des renflements échelonnés sur ces filaments.

a) *Noyau leptotène*. — On désigne sous le nom de *noyaux leptotènes* (von Winiwarter, 1900) chez les plantes et animaux supérieurs les noyaux à filaments chromatiques

minces résultant de la transformation du réseau nucléaire ; l'ensemble des filaments eux-mêmes a été désigné par Grégoire (1907) sous le nom de *leptonema*.

Chez *Coleosporium Senecionis* les filaments du leptonema sont en général assez minces et remplissent d'abord toute la cavité nucléaire (Pl. XI, fig. 2, 3) mais bientôt ils manifestent une tendance à abandonner toute une zone de la sphère nucléaire et à se disposer en amas sur un côté du noyau ; cette disposition est caractéristique du *synapsis*. A ce moment certains filaments montrent une dualité nette : c'est le stade des *noyaux zygotènes* ou *zygonema*.

b) *Noyau zygotène*. — On voit des filaments minces rapprochés par paires (Pl. XI, fig. 4, 5) : certains sont étroitement appliqués sur une grande longueur, montrant par endroits quelques écartements ; d'autres, d'abord rapprochés, s'écartent ensuite en des directions divergentes ; d'autres enfin sont entrelacés. C'est surtout dans les préparations où le rasoir n'a emporté qu'une mince calotte nucléaire qu'on peut observer facilement ces divers aspects.

Dans certains cas on trouve des filaments épais mêlés à des filaments minces, dans d'autres on n'observe que des filaments minces mais quelques-uns sont rapprochés par paires.

Il est évident qu'on ne peut pas voir dans ces aspects le résultat d'une division longitudinale, il faudrait pour cela rencontrer à un stade antérieur des filaments simples dont l'épaisseur serait double de celle d'un des filaments appariés et qui résulteraient de l'épaississement graduel des filaments minces primitifs, il faudrait observer cet épaississement. Tout cela n'a pas lieu. Nous pensons donc qu'il doit y avoir un accollement des filaments minces deux à deux donnant naissance aux filaments épais. Nous examinerons plus loin cette manière de voir.

Le stade des noyaux zygotènes, ou zygonema, est fort discuté chez les plantes supérieures. Un petit nombre d'auteurs nient son existence : c'est ainsi que Farmer et Digby (1910) disent avoir vainement recherché dans les Fougères des aspects démonstratifs de zygoténie. Au contraire, Grégoire, Berghs, Allen l'ont observée dans des plantes diverses.

Strasburger (1905 ¹) décrit ce stade d'une manière spéciale. Il fait dériver les filaments doubles des noyaux zygotènes de la conjugaison d'amas chromatiques appelés « gamosomes » provenant de la transformation du réseau nucléaire. D'après Strasburger les granules chromatiques abandonnent le réseau pour se distribuer en amas qu'il appelle gamosomes ; ces gamosomes se groupent par deux en amas doubles désignés sous le nom de « zygosomes ». Chaque zygosome devient le point de départ de la formation de deux filaments associés sur lesquels se répandent en ordre régulier les granules chromatiques des gamosomes. Les filaments minces ou « gamomites » sont ainsi associés par paires et forment des « zygomites ».

La conception des gamosomes a été adoptée par Overton (1905, 1909), Rosenberg (1907, 1909), Lundegardh (1909) mais avec certaines modifications. Ces auteurs observent dans le noyau quiescent des corps chromatiques, qu'ils appellent « prochromosomes », incorporés dans un réseau peu ou point colorable. Ces prochromosomes sont souvent dès le début groupés deux par deux puis, à partir d'eux comme points centraux, le réseau nucléaire se transforme en des filaments chromatiques associés immédiatement deux par deux.

Maire, en 1905 ¹, crut observer des formations analogues aux gamosomes de Strasburger chez un Champignon Ascomycète, le *Galactinia succosa*. Ces formations ont été désignées par Maire du nom de « protochromosomes ». En 1911 Guilliermond a interprété comme chromosomes ce

que Maire a appelé protochromosomes ; l'existence de protochromosomes n'est donc nullement démontrée chez le *Galactinia succosa* ; leur présence n'a d'ailleurs été affirmée chez aucun autre Champignon. Maire, en 1902, a bien signalé des protochromosomes chez les Basidiomycètes mais il est revenu depuis (1905²) sur son interprétation.

En ce qui concerne le *Coleosporium Senecionis* que nous avons étudié nous pouvons affirmer qu'il n'y a ni gamosomes ni protochromosomes ; la zygoténie s'effectue entre filaments minces se dégageant directement du réseau nucléaire quiescent.

c) *Noyau pachytène*. — Au stade zygotène succède un stade pachytène caractérisé par la présence exclusive de filaments épais : c'est le « spirème épais » ou *pachynema* (Pl. XI, fig. 6). Une contraction manifeste de l'élément nucléinien indique que le noyau est encore en synapsis. On ne remarque plus l'arrangement parallèle des filaments deux à deux mais l'épaisseur de chaque filament est voisine de celle des parties doubles trouvées au stade précédent.

Pour Grégoire (1907) le spirème épais qu'on observe chez les plantes supérieures résulte de l'appariement des filaments du zygonema qui courent côte à côte assez étroitement, entrent en contact parfois intime mais demeurent toujours indépendants. A aucun moment pour Grégoire il ne se produit de fusion entre les filaments conjugués comme le croient Allen (1904, 1905), Rosenberg (1905), Strasburger (1905¹), Lagerberg (1906). D'après ces auteurs les deux filaments de chaque paire se fusionneraient l'un avec l'autre dans leur substratum lininien et dans leurs chromomères en un substratum lininien simple portant une rangée unique de disques chromatiques.

Farmer et Moore (1905) pensent que le spirème épais provient simplement d'un épaissement graduel des filaments minces du leptonema. Nous ne pouvons admettre cette opinion pour le *Coleosporium Senecionis* que nous

avons étudié. En effet, on rencontre côte à côte dans un même téléutosore tous les stades préspirémiques que nous avons décrits ; si le spirème épais provenait simplement d'un épaississement progressif de filaments minces on devrait trouver des noyaux dans lesquels l'épaisseur des filaments serait intermédiaire entre celle du leptonema et celle du pachynema, or cela n'est pas ; comme nous l'avons dit on passe brusquement des filaments minces aux filaments épais ; il n'y a donc pas d'épaississement graduel chez *Coleosporium Senecionis*. Le mélange de filaments minces et de filaments épais dans un même noyau, les dualités souvent constatées entre les filaments minces nous conduisent à penser à l'existence d'un accollement longitudinal des filaments appariés aboutissant aux filaments épais. Quant à la question de la fusion ou de la non-fusion des filaments conjugués nous ne pouvons la résoudre en ce moment ; le spirème épais nous paraît indivis mais nous verrons plus tard si ce n'est qu'une apparence ou si réellement une fusion a lieu. En tous les cas, chez *Coleosporium Senecionis* des disques chromatiques ne sont pas observés.

Le stade spirème épais dure longtemps ; les noyaux pachytènes sont souvent rencontrés mais si on examine successivement les divers noyaux pachytènes d'un même téléutosore on assiste au déroulement progressif du filament contracté (Pl. XI, fig. 7, 8). Au cours de ce déroulement le spirème épais nous apparaît comme constitué de deux filaments étroitement rapprochés et tordus l'un sur l'autre (Pl. XI, fig. 8, 9) ; nous admettons qu'il n'y a jamais eu fusion, que cette dualité n'a jamais cessé d'exister mais le contact des deux filaments est si intime pendant le ramassement synaptique qu'il est difficile d'observer les deux filaments conjugués.

d) *Noyau strepsitène*. — Au stade spirème épais fait suite le phénomène que la plupart des auteurs appellent « division longitudinale » et que nous appellerons avec Grégoire « dé-

doublement longitudinal ». Il est caractérisé par le fait que les filaments associés se disjoignent l'un de l'autre. Il amène la présence dans un même noyau de filaments épais indivis et de filaments minces associés par deux, généralement entrelacés et montrant souvent entre eux de grands écartements (Pl. XI, fig. 9).

Quand le dédoublement longitudinal est complet tous les filaments sont associés par deux : c'est le stade des *noyaux strepsitènes* ou *strepsinema* (Pl. XI, fig. 10).

Au cours de la prophase qui nous occupe on rencontre donc deux fois des filaments groupés par paires : une première fois entre le stade initial à filaments minces et le stade de spirème épais, au stade zygotène ; une deuxième fois après le spirème épais, au stade strepsitène. Les deux stades ne peuvent être confondus. En effet, les noyaux où se constatent les dualités du zygonema sont un peu plus petits que ceux qui montrent un spirème dédoublé, par suite les filaments du zygonema sont en général plus serrés dans la cavité nucléaire que le sont les filaments du strepsinema ; d'autre part les moitiés constitutives des tronçons spirématiques du strepsinema sont un peu plus épaisses que celles du zygonema parce qu'elles sont plus condensées.

Le stade des noyaux strepsitènes a été observé par tous les auteurs qui se sont occupés de réduction chromatique mais deux interprétations sont en présence relativement à l'origine des filaments associés.

Pour les uns, le dédoublement longitudinal est un réel clivage longitudinal, au même titre qu'une division longitudinale somatique quelconque. Pour les autres, les filaments associés qu'on observe lors du dédoublement longitudinal ne sont que la réapparition des filaments minces du zygonema.

Pour nous, chez *Coleosporium Senecionis* le clivage observé n'est pas un clivage réel ; il n'a pas la valeur d'un clivage somatique. Dans la cinèse somatique, lors de la

division longitudinale, la fente chromosomique est toujours petite et les deux moitiés restent parallèles. Ici, au contraire, des fentes très larges se produisent dans le filament spirématique et quand le clivage est achevé les deux moitiés montrent de grands écartements. Cette différence s'explique aisément si on considère la « division longitudinale » que nous étudions comme la réapparition de deux filaments primitivement accolés.

e) *Diacinèse*. — Ce sont les deux filaments entrelacés provenant du dédoublement longitudinal qui, en se condensant et en se raccourcissant, deviennent les branches composantes des chromosomes de la première cinèse (Pl. XI, fig. 11 à 13). Au sortir du stade strepsinema ces chromosomes sont longs et ténus et leurs moitiés s'entrelacent pour se disposer dans le noyau ; par une condensation et un épaississement progressifs ils s'acheminent peu à peu vers la forme courte, dense et trapue qui les caractérise à la fin de la prophase (Pl. XI, fig. 14 à 16) : c'est la disposition désignée par Hæcker sous le nom de stade de la *diacinèse*.

Dans un même téleutosore de *Coleosporium Senecionis* on peut suivre tous les stades de la condensation ; on ne cesse jamais de distinguer les deux branches provenant du dédoublement ; on les voit se raccourcir et s'épaissir graduellement jusqu'à aboutir à la forme définitive des chromosomes diacinétiques.

A la suite du dédoublement longitudinal strepsinématique certains auteurs décrivent chez les plantes et les animaux supérieurs une segmentation transversale du spirème qu'ils supposent continu. Pour Farmer et Moore et d'autres auteurs un nombre réduit de chromosomes apparaît ainsi ; ces chromosomes se contractent bientôt (stade de « seconde contraction », de second synapsis ou « télo-synapsis ») et se courbent en anses. Peu à peu les anses rapprochent leurs branches et les mettent en position parallèle ou les entrelacent ; il en résulte une forme en V ou en

boucle pour chaque chromosome. Pendant ce temps la division longitudinale strepsinématique de chacune des branches s'oblitére.

Farmer et Moore admettent donc que les branches chromosomiques de la diacinèse sont des tronçons transversaux du spirème rapprochés l'un de l'autre, plus ou moins étroitement entrelacés.

A aucun moment, chez *Coleosporium Senecionis*, nous n'avons observé de seconde contraction. D'autre part, pendant toute l'étape de raccourcissement nous n'avons jamais cessé de distinguer les deux filaments longitudinaux entrelacés et nous les avons vus devenir directement les deux branches composantes des chromosomes de la diacinèse.

Dans le groupe des Champignons Fries (1911) chez *Nidularia pisiformis*, Levine (1913) chez plusieurs espèces de Bolets signalent comme nous un simple raccourcissement et une condensation progressive des anses spirématiques dédoublées pour aboutir aux chromosomes définitifs. Chez les Ascomycètes Fraser (1908), Guilliermond (1911) observent au contraire, dans *Humaria rutilans* et *Peziza catinus*, la formation de boucles qui rappellent les figures de Farmer et Moore. D'après eux, les chromosomes qui apparaissent à la prophase de la première mitose trouvent leur origine dans la formation, aux dépens des filaments du spirème épais, de boucles constituées par deux chromosomes soudés bout à bout ; chacune des boucles ainsi formées paraît représenter un chromosome bivalent. Chez *Coleosporium Senecionis* les deux branches des chromosomes définitifs de la diacinèse représentent pour nous des moitiés longitudinales du spirème épais et non des tronçons transversaux de ce spirème comme le soutiennent Farmer et Moore pour les êtres supérieurs, Guilliermond et Fraser pour les Ascomycètes.

Ce n'est qu'à un état avancé de la prophase, peu avant le stade d'achèvement chromosomique, qu'il nous a été possible de compter le nombre des chromosomes : chaque noyau de

Coleosporium Senecionis donne naissance à deux chromosomes à deux branches diversement disposées l'une par rapport à l'autre (Pl. XI, fig. 14 à 16, et Pl. XII, fig. 1, 2). Nous ne pensons pas que le spirème soit continu au commencement de la prophase car dès le début nous avons observé quelques extrémités libres.

Les deux chromosomes sont généralement placés contre la face interne de la membrane nucléaire (Pl. XI, fig. 14 et 15). Celle-ci disparaît, comme chez les Basidiomycètes, pendant le stade d'achèvement chromosomique. A ce moment on ne voit plus de nucléole. Quant au centrosome, il se divise en deux (Pl. XI, fig. 15); chacun des centrosomes-fils ira occuper l'extrémité d'un fuseau achromatique qui apparaîtra bientôt.

Nous sommes parvenus à la fin de la longue évolution prophasique de la première cinèse. Les stades successifs sont les suivants :

- a) filaments chromatiques minces (noyaux leptotènes),
- b) filaments minces associés par deux (noyaux zygotènes),
- c) filaments épais ou spirème épais (noyaux pachytènes),
- d) dédoublement longitudinal du spirème épais (noyaux strepsitènes);

e) ce dédoublement longitudinal donne naissance à des figures caractéristiques à deux branches qui deviennent, par un épaississement et un raccourcissement progressifs, les chromosomes définitifs de la diacinèse.

Ce sont les deux filaments entrelacés provenant du dédoublement longitudinal qui dans chaque tronçon spirématique deviennent les deux branches composantes d'un chromosome définitif. Il ne se fait aucun repliement semblable à celui que décrivent, avec Farmer et Moore, un petit nombre d'auteurs; il n'y a pas de second synapsis. Le seul synapsis que nous observions se manifeste durant les premiers stades de la prophase : stade leptotène, stade zygotène, stade pachytène.

Nous avons admis à titre d'hypothèse qu'au cours de ce synapsis, alors que nous observons des filaments minces parallèles deux à deux (noyaux zygotènes), un rapprochement intime des filaments minces appariés donne naissance au spirème épais. Que représentent ces filaments minces ?

Nous admettons, avec la plupart des zygoténistes, que chacun d'eux représente un chromosome somatique ; peut-être un chromosome somatique de l'un des deux noyaux qui se fusionnent s'associe-t-il avec un chromosome somatique de l'autre ; autrement dit il y a peut-être appariement de deux chromosomes venus respectivement de deux noyaux différents. Au moment du dédoublement longitudinal les deux chromosomes somatiques, en contact intime au stade pachytène, s'écartent l'un de l'autre, se raccourcissent et se condensent progressivement dans la suite, deviennent enfin les deux branches composantes de chacun des chromosomes définitifs de la diacinese. Chaque chromosome définitif, chaque chromosome de la cinèse que nous étudions, se compose donc de deux chromosomes somatiques *longitudinalement associés*. Ce sont là les vues *parasynaptiques* de Grégoire. Dans cette hypothèse au moment de la fusion des deux noyaux haploïdes dans la téleutospore chacun d'eux apporte deux chromosomes ; les quatre chromosomes du noyau double s'associent par paires et ce sont les deux paires de chromosomes associés que nous observons à la fin de la prophase de la première cinèse.

Pour les partisans d'un repliement des filaments au stade ultime de la prophase, pour les « *telosynaptists* » (Farmer, 1912), le spirème épais prend naissance par le simple épaississement des filaments leptotènes. Ce spirème, que les auteurs tiennent généralement pour continu, est constitué de $2n$ chromosomes somatiques aboutés ; il se divise longitudinalement par un clivage authentique puis se segmente transversalement en n tronçons formés chacun de deux chromosomes aboutés. Chacun de ces tronçons se replie pendant un

stade dit de seconde contraction ; les deux chromosomes somatiques dont il est formé arrivent à être parallèles ou même à s'entrelacer et deviennent ainsi les deux branches constitutives d'un chromosome diacinétique ; dans chacune de ces branches la fente longitudinale s'oblitére plus ou moins. D'après cette hypothèse chacun des chromosomes définitifs de la première cinèse se compose donc de deux chromosomes somatiques *aboutés*.

2. Métaphase.

Quand le fuseau apparaît les deux chromosomes doubles, les deux « gemini » diacinétiques de la première cinèse du noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* ont acquis leur forme définitive. Chacun d'eux est constitué de deux branches parallèles, ou divergentes, ou croisées, ou entrelacées. Les deux branches paraissent parfois soudées à l'une de leurs extrémités mais nous ne saurions dire s'il y a réellement soudure ou simplement contact.

Le fuseau paraît être d'origine cytoplasmique car la membrane nucléaire a disparu depuis quelque temps déjà quand il apparaît. Des radiations polaires sont parfois visibles (Pl. XII, fig. 6). Deux fois nous avons observé à ce stade un reste de nucléole, un nucléole amoindri visiblement en voie de disparition (Pl. XII, fig. 6, 7).

Les deux chromosomes à deux branches se placent sur le fuseau et en son milieu (Pl. XII, fig. 3 à 9). Les deux branches de chaque chromosome sont superposées. Ce sont ces deux branches qui se séparent l'une de l'autre à la fin de la métaphase (Pl. XII, fig. 10) et constituent les chromosomes-fils I, les chromosomes-fils de la première cinèse. La première cinèse, en séparant les deux branches des chromosomes diacinétiques, sépare donc les moitiés du dédoublement longitudinal c'est-à-dire en réalité les deux chromosomes somatiques qui s'étaient associés au stade zygotène.

Les chromosomes-fils sont quelquefois de tailles inégales.

A partir du moment où les chromosomes-fils en marche vers les pôles cessent de se toucher la figure entre en anaphase.

3. *Anaphase.*

Dès le début de l'anaphase ou seulement à une anaphase plus ou moins avancée les chromosomes-fils se divisent longitudinalement (Pl. XII, fig. 10 à 29). Cette division longitudinale est le plus souvent incomplète ; parfois cependant elle est complète, on peut alors compter huit masses — ou un nombre voisin de huit car les divisions ne sont pas toujours simultanées — associées deux par deux, disposées le long du fuseau. Les quatre chromosomes-fils I n'étant pas toujours de même taille il en résulte que les masses anaphasiques que nous observons sont parfois de tailles différentes. Quand la division longitudinale n'est pas complète les deux branches auxquelles elle donne naissance restent réunies l'une à l'autre par une de leurs extrémités formant ainsi des chromosomes en V généralement trapu.

Pour nous, comme pour Grégoire chez les plantes supérieures, et d'une manière générale pour les parasynaptistes, cette division longitudinale est tout à fait distincte du dédoublement longitudinal des filaments pachytènes. Pour les télosynaptistes au contraire la division longitudinale anaphasique n'est autre chose que la fente qui était apparue dans le spirème épais pour s'oblitérer ensuite durant les derniers stades de la prophase : c'est l'opinion de Farmer et Moore pour les plantes supérieures, de Guilliermond et Fraser pour les Ascomycètes.

Chez les plantes et animaux supérieurs un petit nombre d'auteurs décrivent, au lieu d'une division longitudinale, une division transversale de chacun des chromosomes-fils I durant leur ascension polaire. D'autres enfin ne mention-

nent au cours de cette étape aucun phénomène spécial. Nous ne nous y arrêterons pas.

Pendant l'anaphase il nous est arrivé de rencontrer des fuseaux présentant deux centrosomes à une de leurs extrémités, quelquefois aux deux (Pl. XII, fig. 14, 17, 24, 25). Ces centrosomes sont placés côte à côte dans un plan perpendiculaire à l'axe du fuseau. Nous pensons qu'il s'agit d'une division précoce des centrosomes en vue de la division nucléaire suivante.

4. *Télophase.*

Parvenus aux pôles du fuseau les chromosomes-fils de la première cinèse, longitudinalement bipartis, se montrent pressés l'un contre l'autre. A première vue chacun d'eux paraît indivis mais nous connaissons sa nature double qu'un examen attentif permet encore d'apercevoir. Dans certains cas deux chromosomes en V sont nettement distingués à chaque pôle, à l'un des pôles au moins (Pl. XII, fig. 31, 32) ; dans d'autres on observe les quatre masses provenant du dédoublement longitudinal anaphasique des deux chromosomes-fils : une vue par le pôle (Pl. XII, fig. 30) nous montre cet aspect.

Le fuseau persiste à ce stade sous la forme d'un axe achromatique allongé ; une ou deux branches de chromosomes, en retard sur les autres, sont parfois vues le long de cet axe fusorial (Pl. XII, fig. 31).

Nos fig. 33 à 35 (Pl. XII) montrent des aspects de télophase qu'on rencontre souvent et qui ont été figurés par beaucoup d'auteurs : on y voit deux masses piriformes ou en croissant à chacun des pôles. Ces aspects peuvent être attribués à deux causes : soit à une resoudure des deux branches longitudinales de chaque chromosome-fils, soit simplement à une mauvaise différenciation de la préparation. Nous croyons à une mauvaise différenciation car un

peu plus tard, lors de la reconstitution des deux noyaux-fils, les quatre masses anaphasiques que nous avons observées antérieurement à chaque pôle peuvent être encore rencontrées. C'est le cas du noyau supérieur de la fig. 1 (Pl. XIII) ; l'autre noyau est à un stade de reconstitution plus avancée.

Si l'on met à part la longue évolution prophasique que nous avons décrite, la première division du noyau de fusion de la téléutospore de *Coleosporium Senecionis* est donc caractérisée par la présence d'un *nombre réduit de chromosomes à la plaque équatoriale, de deux chromosomes à deux branches qui donnent quatre chromosomes-fils divisés longitudinalement à l'anaphase* : ce sont les caractères d'une *mitose hétérotypique*. Elle se fait d'une manière identique à la première cinèse de maturation des plantes et animaux supérieurs telle que la décrivent la majorité des auteurs.

Elle se fait aussi d'une manière analogue à la première mitose du noyau secondaire de la baside des Basidiomycètes (Maire (1905), Fries (1911), Levine (1913), etc.) et de l'asque des Ascomycètes (Maire (1905), Guilliermond (1905, 1911), Fraser et ses collaborateurs (1908, 1910), etc.).

Chez les plantes supérieures et chez les animaux, chez les Basidiomycètes comme chez les Ascomycètes, la mitose hétérotypique est suivie d'une mitose homéotypique ; nous allons la retrouver chez notre Urédinée lors de la deuxième mitose promycéliale.

Entre les deux mitoses un court stade s'intercale pendant lequel les deux noyaux-fils de la première cinèse prennent une structure réticulée (Pl. XIII, fig. 1 à 4). Au cours de cette réticulisation les deux chromosomes bivalents que chacun d'eux renferme cessent d'être reconnaissables. Une membrane nucléaire et un centrosome sont clairement visibles ; on observe parfois deux centrosomes placés sur la face externe de la membrane nucléaire (Pl. XIII, fig. 4). Il n'y a jamais de nucléole ; celui-ci n'a pas le temps de se former car la seconde division suit la première de près. Les

deux noyaux-fils sont petits, beaucoup plus petits que le noyau-père qui leur a donné naissance ; quand ils se divisent leurs divisions sont presque simultanées.

Deuxième mitose.

Le début de la deuxième mitose se manifeste par la transformation du réseau en filaments minces (Pl. XIII, fig. 5, 6). La membrane nucléaire disparaît ensuite. Un fuseau étroit et court, plus étroit et plus court que le fuseau de la première mitose, terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome, apparaît de bonne heure. Sur ce fuseau et en son milieu la chromatine se ramasse en une sorte de peloton (Pl. XIII, fig. 7, 8). Les filaments du peloton se raccourcissent en s'épaississant peu à peu, se condensent progressivement, puis se séparent en deux masses. Ces deux masses apparaissent doubles dès le début (Pl. XIII, fig. 9). Ce sont deux chromosomes bivalents, ce sont les deux chromosomes bivalents de la seconde cinèse. A aucun moment de la contraction on ne constate de dédoublement longitudinal du spirème ; les deux chromosomes sont doubles dès qu'ils apparaissent : ils sont formés parfois de deux branches distinctes intimement rapprochées ; le plus souvent ils affectent la forme de V à branches courtes, rapprochées et trapues, ou bien de V à branches écartées (Pl. XIII, fig. 10 à 13).

Les deux branches de chaque V se séparent l'une de l'autre à la fin de la métaphase et constituent les quatre chromosomes-fils II, les quatre chromosomes-fils de la seconde cinèse (Pl. XIII, fig. 14 à 16).

Un stade ultérieur montre ces chromosomes se dirigeant par paires vers les centrosomes. Pendant qu'il progresse vers le pôle chacun d'eux se recourbe légèrement en crochet à son extrémité la plus éloignée de l'équateur du fuseau (Pl. XIII, fig. 17 à 19).

Au stade suivant on voit deux chromosomes à chaque pôle (Pl. XIII, fig. 20, 21); ce sont les deux chromosomes d'un nouveau noyau-fils qui se présente plus tard avec une structure réticulée comme le noyau-père qui lui a donné naissance.

La deuxième mitose qui se produit ainsi dans la téléutospore du *Coleosporium Senecionis* pendant sa germination aboutit à la formation de quatre noyaux qui sont les quatre noyaux du promycélium interne tétracellulaire. Un fait caractérise cette seconde mitose c'est que ni la prophase ni la métaphase ne comportent de division longitudinale. Presque tous les auteurs arrivent à cette conclusion pour la deuxième mitose des cinèses maturatives des plantes supérieures et des animaux et pour la deuxième mitose du noyau secondaire de la baside et de l'asque chez les Champignons. Un petit nombre décrivent une division longitudinale au cours de la seconde cinèse soit à la métaphase soit à l'anaphase; nous nous croyons en droit d'affirmer que cette division longitudinale n'existe pas chez le *Coleosporium* que nous avons étudié.

La deuxième mitose promycéliale de *Coleosporium Senecionis* est essentiellement caractérisée par la *séparation pure et simple des deux branches de deux chromosomes doubles qui se montrent doubles dès qu'ils apparaissent*.

Nous avons vu en étudiant la première mitose que les chromosomes-fils auxquels elle donne naissance sont divisés longitudinalement quand ils parviennent aux pôles du fuseau; les chromosomes-fils de la deuxième mitose étant dès le début constitués de leurs deux chromosomes-fils possèdent donc dès leur apparition une constitution identique à celle des chromosomes-fils de la cinèse hétérotypique. Nous pensons qu'il faut regarder la division longitudinale de la première anaphase comme préparant les chromosomes-fils de la seconde.

La seconde mitose recevant des chromosomes déjà divisés

en long pendant la mitose précédente ne fait que les dissocier en leurs moitiés constituanes : c'est une *mitose homéotypique*.

La réduction chromatique chez le *Coleosporium Senecionis* que nous avons étudié s'effectue donc suivant le *schéma hétérohoméotypique* tel que l'ont établi, à la suite de Flemming (1887), les recherches de Meves (1896) pour les animaux, celles de Guignard (1899), Grégoire (1899), Strasburger (1900) pour les végétaux.

Ce schéma est le plus généralement admis aujourd'hui par les botanistes et les zoologistes pour la réduction chromatique des plantes et animaux supérieurs. Maire (1905¹), Guilliermond (1905, 1911), Fraser et ses collaborateurs (1908, 1910) et un certain nombre d'autres auteurs l'admettent pour les Champignons Ascomycètes ; Maire (1905²), Fries (1911), Wager (1911), Kniep (1911), Levine (1913) pour les Basidiomycètes.

Pour tous ces auteurs la réduction effective du nombre des chromosomes se réalise à la métaphase de la première cinèse qui distribue aux deux pôles du fuseau des chromosomes somatiques complets ; elle partage entre deux noyaux-fils les $2n$ chromosomes du noyau-père ; chaque noyau-fils reçoit donc n chromosomes. Dans le cas du *Coleosporium Senecionis* qui nous occupe elle partage les quatre chromosomes du noyau de fusion en deux groupes de deux chromosomes ; chaque noyau-fils reçoit deux chromosomes. Cette métaphase est donc *réductrice* en ce sens qu'elle effectue la réduction numérique des chromosomes. Il y a *pré réduction* parce qu'il s'agit de la métaphase de la première cinèse. (*Pré réduction* s'oppose à *postréduction*, terme employé pour désigner l'interprétation de certains auteurs qui attribuent le rôle réducteur effectif à la métaphase de la seconde cinèse).

La réduction effective de la métaphase de la première cinèse est préparée par une *pseudo-réduction prophasique* :

à la prophase de la première mitose, les $2n$ chromosomes somatiques se groupent deux par deux en n chromosomes bivalents, en n gemini qui sont dissociés à la fin de la métaphase.

La réduction s'opère donc en deux actes : une association prophasique des chromosomes somatiques deux à deux (pseudo-réduction), une dissociation métaphasique des gemini (réduction véritable).

Pour les animaux, les plantes supérieures et même les Champignons, les auteurs partisans d'une *préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction prophasique* ne s'entendent pas, comme nous l'avons vu, sur la manière dont s'effectue la pseudo-réduction prophasique; ils se séparent en deux grandes catégories d'après l'interprétation qu'ils adoptent concernant la genèse des gemini c'est-à-dire concernant le point de savoir comment se réalise la conjugaison ou « syndèse » (Hæcker, 1907) des chromosomes somatiques.

Pour les uns, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques *aboutés* : c'est la conjugaison bout à bout ou *métasyndèse* de Hæcker (1907). Pour les autres, chaque anse pachytène est constituée de deux chromosomes somatiques *appariés suivant leur longueur* ; entre le stade leptotène et le stade pachytène s'est intercalée une étape importante, celle des noyaux zygotènes, pendant laquelle les $2n$ filaments minces, représentant chacun un chromosome somatique, s'associent deux par deux en se plaçant parallèlement l'un à l'autre et en s'entrelaçant plus ou moins : c'est la conjugaison parallèle ou *parasyndèse* de Hæcker (1907); c'est cette hypothèse que nous avons adoptée.

Les métasyndétistes sont pour la plupart des télосynapistes; ils admettent en général qu'au stade strepsitène les anses métasyndétiques, après s'être divisées longitudinalement, se replient sur elles-mêmes, se recourbent (seconde

contraction), amenant la formation des deux branches diacinétiqes ; pendant ce recourbement la fente observée précédemment s'oblitére. La métaphase de la première cinèse, en séparant les deux branches de chaque chromosome d'après le schéma hétérohoméotypique, sépare les deux chromosomes somatiques aboutés. La division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils n'est autre chose que la fente qui était apparue dans le spirème épais pour s'oblitérer ensuite pendant les derniers stades de la prophase.

L'hypothèse d'un repliement métsyndétique suivi d'une préréduction a été proposée pour la première fois par Schaffner (1897) mais l'auteur n'admettait pas alors complètement le schéma hétérohoméotypique. C'est en 1903 que simultanément Farmer et Moore pour divers objets animaux et végétaux et Montgomery pour les Batraciens proposèrent complètement l'hypothèse d'un repliement métsyndétique subi par les anses prophasiques en l'unissant au schéma hétérohoméotypique parfait. Depuis lors cette interprétation a été adoptée par divers auteurs parmi lesquels Farmer et Moore (1905) pour divers animaux et végétaux, Gregory (1904) pour les Fougères, Mottier (1905, 1907, 1909) pour le pollen et le sac embryonnaire des Angiospermes, Lewis (1908) pour les Gymnospermes, Schaffner (1906, 1909) pour diverses plantes, Fraser (1908) et Guilliermond (1911) pour quelques Ascomycètes.

Les parasyndétistes sont des parasynaptistes ; pour eux il n'y a pas de stade de seconde contraction pendant lequel se produirait le repliement des anses chromosomiques ; quand les filaments pachytènes ont subi le dédoublement longitudinal les deux filaments constitutants de chaque branche strepsinématique deviennent simplement en se raccourcissant les deux branches des gemini diacinétiqes. La métaphase de la première cinèse, en séparant ces deux branches d'après le schéma hétérohoméotypique, sépare les moitiés du dédoublement longitudinal c'est-à-dire en réalité

les deux chromosomes somatiques qui s'étaient associés au stade zygotène. La division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils, contrairement à la première interprétation, est tout à fait distincte du dédoublement longitudinal des anses pachytènes.

L'hypothèse d'un appariement parallèle de deux filaments minces a été proposée la première fois par von Winiwarter (1900) mais les études de l'auteur furent alors incomplètes. C'est en 1904 que Grégoire, Berghs et Allen pour les végétaux, Schreiner pour les animaux admirent la parasyndèse pseudoréductionnelle et en même temps la préréduction hétérohoméotypique. Depuis lors, chez les végétaux, cette interprétation a été confirmée par les auteurs précédents (Berghs, 1905^{1,2}; Grégoire, 1905, 1907; Allen, 1905^{1,2}) et adoptée par un grand nombre d'autres auteurs parmi lesquels Rosenberg (1905, 1907, 1908, 1909) et son élève Lundegardh (1909) pour plusieurs Phanérogames, Strasburger (1905, 1907, 1908, 1909) et ses élèves Miyake (1905) et Overton (1905, 1909) pour diverses plantes supérieures, Maire (1905²), Fries (1911), Levine (1913) pour quelques Basidiomycètes.

Certaines descriptions anciennes admettaient le schéma hétérohoméotypique, d'autre part elles rejetaient tout repliement métasyndétique car elles considéraient les deux branches diacinétiques comme représentant les deux moitiés du dédoublement longitudinal, seulement elles n'envisagèrent pas en détail la formation du spirème : ce sont celles de Sargent (1896, 1897), Guignard (1899), Grégoire (1899), Juel (1900), Strasburger (1900), Kørnicke (1901), von Schniewind-Thies (1901), Ernst (1902) pour les végétaux.

Les observations que nous avons faites sur les phénomènes de la réduction chromatique de *Coleosporium Senecionis* nous conduisent à admettre l'hypothèse d'une préréduction hétérohoméotypique préparée par une pseudoréduction prophasique par parasyndèse.

La marche des phénomènes peut se résumer ainsi :

A la prophase de la cinèse hétérotypique les quatre chromosomes somatiques du noyau de fusion s'unissent deux à deux et constituent ainsi deux chromosomes bivalents qui se placent à l'équateur du fuseau. A la métaphase ceux-ci sont dissociés en leurs chromosomes constitutifs et la cinèse hétérotypique sépare les quatre chromosomes somatiques en deux groupes de deux chromosomes dirigés respectivement vers les deux pôles du fuseau. A l'anaphase chacun des chromosomes somatiques de chaque groupe subit une division longitudinale, c'est-à-dire une division normale somatique, qui s'achève ensuite à la cinèse homéotypique par la séparation des moitiés ainsi produites.

Le schéma suivant indique les stades observés :

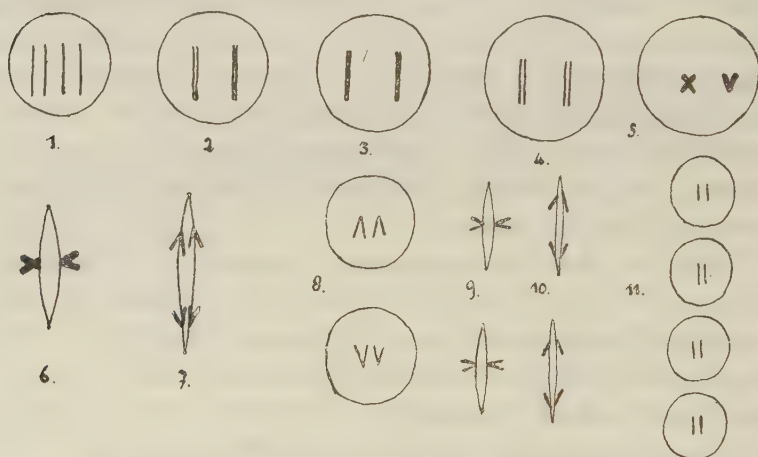


Schéma de la réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis*.

- | | |
|-----------------------|---------------------------------|
| 1. Noyau de fusion. | 6. Métaphase I. |
| 2. Noyau zygotène. | 7. Anaphase I. |
| 3. Noyau pachytène. | 8. Noyaux de première division. |
| 4. Noyau strepsitène. | 9. Métaphase II. |
| 5. Diacinèse. | 10. Anaphase II. |
| | 11. Noyaux de seconde division. |

La première cinèse effectue réellement la réduction d'un

nombre $2n$ de chromosomes à un nombre n ; elle est « euméiotique » ; la deuxième est équationnelle.

La première cinèse est vraiment distincte de toute autre cinèse : c'est une « hétérocinèse » (Grégoire, 1910) ; la deuxième au contraire répond essentiellement aux caractères d'une mitose somatique mais avec ceci de particulier qu'elle est liée étroitement à la cinèse hétérotypique qui effectue la division longitudinale somatique.

Un premier caractère qui différencie la cinèse hétérotypique de la cinèse somatique c'est la succession des stades de la prophase hétérotypique ; la cinèse somatique ne montre pas de noyaux leptotènes, pachytènes, strepsitènes, la prophase somatique comporte simplement une transformation directe du réseau nucléaire en bâtonnets qui n'ont qu'à se raccourcir pour devenir les chromosomes.

Un deuxième caractère différentiel est la division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils de la mitose hétérotypique. Cette division rend inutile la production d'une division longitudinale au début de la deuxième mitose. La deuxième mitose reçoit des chromosomes déjà divisés en long pendant la cinèse précédente ; elle ne fait que répartir entre les deux pôles les moitiés chromosomiques résultant de la division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils de la première cinèse.

Certains auteurs pensent que si la réduction chromatique comporte deux mitoses c'est dans le but de réaliser une division *quantitative* de la chromatine grâce à la succession rapide des deux divisions. Nous pensons avec Boveri (1904) et Grégoire (1910) que les chromosomes sont doués d'une « capacité spécifique d'accroissement », et que la réduction quantitative de la chromatine s'effectue en même temps que la réduction numérique des chromosomes. La réduction quantitative de la chromatine à la moitié de la valeur normale est obtenue par le fait même que chacun des quatre noyaux du promycélium ne reçoit que le nombre haploïdique de chromosomes.

De l'étude que nous venons de faire de la réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis* il résulte que cette réduction s'effectue suivant les mêmes processus que ceux observés chez les plantes supérieures et chez les animaux. Mais alors que chez les plantes supérieures la réduction chromatique a seulement lieu lors de la formation des grains de pollen ou des cellules-mères du sac embryonnaire, chez *Coleosporium Senecionis* elle a lieu aussitôt la fécondation. Ce caractère de précocité que nous observons chez *Coleosporium Senecionis* se retrouve chez les organismes inférieurs ; il paraît général chez les êtres primitifs.

§ 2. — *Coleosporium Melampyri* (Rebent.) Klebahn et
Coleosporium Sonchi (Pers.) Lév.

Les observations que nous avons faites des phénomènes de réduction chromatique chez *Coleosporium Senecionis* ont été pleinement confirmées par l'étude de deux autres *Coleosporium*, *C. Melampyri* et *C. Sonchi* (1).

Le noyau de fusion de *Coleosporium Melampyri* possède à l'état quiescent la même structure réticulée que celle que nous avons observée chez *Coleosporium Senecionis*. Là encore le nucléole, sphérique ou elliptique, est le plus souvent excentrique. La membrane nucléaire est nette et un centrosome est visible sur la membrane nucléaire et à l'extérieur (Pl. XIII, fig. 23).

Quand le noyau va entrer en division le réseau se transforme en un ensemble de filaments longs et minces (*noyau leptotène*) (Pl. XIII, fig. 24 à 26). Bientôt ces filaments se

(1) Ces deux *Coleosporium* nous ont été aimablement communiqués par M. Maige, professeur à la Faculté des sciences de Poitiers, qui les a empruntés à la collection de Sappin-Trouffy.

Les échantillons, qui avaient été fixés à l'alcool ont été traités selon la méthode de Heidenhain.

montrent associés par deux (*noyau zygotène*) (Pl. XIII, fig. 27) et à ce stade fait place un spirème épais (*noyau pachytène*) ramassé sur un côté du noyau (Pl. XIII, fig. 28). Cette contraction manifeste est caractéristique du synapsis.

Faute de matériel convenable nous n'avons pu suivre l'évolution ultérieure de la prophase chez *Coleosporium Melampyri* mais les stades suivants ont pu nous être fournis par *Coleosporium Sonchi*.

Au stade pachytène le noyau de *Coleosporium Sonchi* présente l'aspect de la fig. 1 (Pl. XIV) ; le spirème épais se déroule en même temps qu'il se dédouble longitudinalement.

Les fig. 2 et 3 (Pl. XIV) nous représentent des noyaux coupés à filaments dédoublés (*noyaux strepsitènes*). L'une d'elles (fig. 3) montre un nucléole vacuolisé ; nous avons plusieurs fois observé cet aspect, c'est peut-être par une vacuolisation que le nucléole disparaît. Les filaments dédoublés sont les filaments chromosomiques ; par un épaississement et un raccourcissement progressifs ils deviennent les chromosomes à deux branches de la *diacinèse*. On observe *deux chromosomes* à deux branches comme chez *Coleosporium Senecionis*. A ce stade la membrane nucléaire disparaît ; quant au centrosome il se divise en deux (Pl. XIV, fig. 4).

Un fuseau apparaît ; les deux chromosomes doubles se placent en son milieu et constituent la « plaque équatoriale » (Pl. XIV, fig. 5). A ce moment il n'y a plus de nucléole.

Les deux branches de chaque chromosome se séparent ensuite la figure entre en « anaphase » et à ce stade on aperçoit sur le fuseau de part et d'autre de l'équateur deux masses chromatiques en marche vers chacun des pôles : ce sont les chromosomes-fils de la première cinèse. Ces deux masses sont souvent doubles car un commencement de division longitudinale des chromosomes-fils se produit géné-

ralement dès le début de l'anaphase (Pl. XIV, fig. 6 à 9). Comme nous le savons cette division longitudinale prépare les chromosomes-fils de la seconde cinèse ; celle-ci effectuera la séparation complète des deux moitiés longitudinales de chaque chromosome.

Notre fig. 10 (Pl. XIV) représente l'aspect le plus général du commencement de la « télophase » de la première mitose. A ce stade on observe un axe achromatique allongé terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome lequel est entouré de deux masses piriformes. Les deux chromosomes sont tellement pressés l'un contre l'autre à chaque pôle qu'il est bien difficile d'apercevoir les deux branches qui constituent chacun d'eux ; elles doivent exister néanmoins et on devra les retrouver lors de la deuxième mitose.

Nous n'avons pas étudié cette seconde mitose mais nous avons de bonnes raisons de croire qu'elle se passe comme chez *Coleosporium Senecionis* ; la première mitose étant hétérotypique la deuxième doit être homéotypique.

Chez *Coleosporium Melampyri* nous avons retrouvé la pseudo-réduction prophasique par parasyndèse que nous avons observée chez *Coleosporium Senecionis* ; nous avons vu d'autre part que la première cinèse de *Coleosporium Sonchi* est réductionnelle comme la première cinèse de *Coleosporium Senecionis*, nous sommes donc en droit de conclure que la réduction chromatique dans le genre *Coleosporium* s'effectue suivant le schéma hétérohoméotypique, d'une manière plus précise suivant le schéma d'une *préréduction hétérohoméotypique* préparée par une *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse ou zygoténie*.

Conclusions relatives à la réduction chromatique
chez les Urédinées.

Les deux divisions promycéliales du noyau de fusion de *Coleosporium Senecionis* ont été étudiées avant nous par Arnaud (1913). Les mitoses observées par cet auteur sont « identiques à celles décrites par Maire (1902) pour les Eu-Basidiomycètes » et par Blackman (1904) pour *Gymnosporangium clavariæforme* (voir plus loin, p. 106). Seulement, d'après Maire (1902), il y aurait deux chromosomes chez les Eu-Basidiomycètes et la formation des chromosomes serait précédée de la formation d'un plus grand nombre de corps chromatiques qui seraient des protochromosomes. Arnaud est porté à considérer comme vrais chromosomes certains protochromosomes de Maire et il ajoute : « A un certain stade ces protochromosomes présentent chez *Coleosporium Senecionis* une forme assez bien définie en accent circonflexe tandis que ce qui correspond aux chromosomes de Maire a en général une forme irrégulière comme l'indique Maire lui-même ». Arnaud ne semble pas avoir eu connaissance d'une Note ultérieure de Maire (1905²) dans laquelle Maire abandonne sa première interprétation des protochromosomes : Maire, en 1905, reconnaît le caractère hétérotypique de la première mitose du noyau secondaire de la baside et il en conclut que les éléments chromatiques, les protochromosomes, qu'il a observés en 1902 avaient été pris à tort par lui pour des corps précédant la formation des chromosomes et rapportés à tort à la fin de la prophase. Maire les considère maintenant comme représentant les moitiés longitudinales des chromosomes-fils de la première cinèse, autrement dit comme représentant les chromosomes-fils de la seconde. Nous interprétons de même les corps en accent circonflexe décrits par Arnaud chez *Coleosporium Senecionis*.

Coleosporium Sonchi a été étudié par Sappin-Trouffy (1896²). Nous connaissons les résultats généraux de cet auteur que nous avons rapportés dans une des pages qui précèdent. Ils sont surtout relatifs à *Coleosporium Sonchi* et à *Gymnosporangium clavariæforme* que Sappin-Trouffy a également étudié. Sappin-Trouffy croit à l'existence d'un nombre réduit de chromosomes égal à deux. Maire a confirmé cette opinion en 1902. Des figures qu'il observe au cours des deux divisions successives du noyau de fusion pendant la germination de la téléutospore Sappin-Trouffy conclut que la réduction chromatique a lieu à ce stade. Il signale le fait, qu'il a le mérite d'indiquer le premier, mais il ne décrit pas le phénomène ; on ne s'en étonnera pas si on considère que Sappin-Trouffy a écrit son Mémoire en 1896 c'est-à-dire à une époque où les questions de réduction chromatique étaient peu étudiées.

Holden et Harper, en 1903, ont donné des mitoses réductrices de *Coleosporium Sonchi* une description plus complète que celle de Sappin-Trouffy. En particulier la prophase de la première mitose est mieux étudiée. Les auteurs signalent un synapsis au cours de cette prophase. Ils voient un spirème épais qu'ils expliquent par un épaississement et un raccourcissement de filaments minces. A un stade ultérieur ils observent une division longitudinale du spirème épais ; les moitiés longitudinales sont les futurs chromosomes-fils de la première cinèse. Il est probable, pensent Holden et Harper, que le spirème épais se segmente transversalement pour donner les chromosomes-pères de la première cinèse.

Holden et Harper observent un fuseau net avec centrosomes et radiations polaires. D'après eux, les chromosomes de forme irrégulière sont groupés sur le fuseau à l'anaphase, leur nombre ne peut être compté avec certitude, toutefois il semble y avoir de six à dix chromosomes. Les auteurs ne signalent rien de particulier pendant l'anaphase.

La deuxième mitose suit presque immédiatement la première. Les figures mitotiques sont plus petites que lors de la première division et par conséquent beaucoup plus difficiles à observer. Holden et Harper disent avoir pu voir cependant que les stades de cette division sont essentiellement les mêmes que dans la division du noyau de fusion.

Les auteurs ne tirent aucune conclusion relativement au phénomène de réduction chromatique.

Comme nous le voyons, cette description comporte une lacune importante : il n'y est pas fait mention de la division longitudinale anaphasique des chromosomes-fils I qui entraîne une deuxième mitose particulière ne ressemblant pas à la première. C'est à cette lacune qu'il convient d'attribuer l'erreur d'interprétation d'Holden et Harper relativement au nombre de chromosomes caractéristique de la première mitose. La fig. 19 des auteurs doit représenter non une plaque équatoriale comme ils le croient mais une anaphase dont les quatre chromosomes-fils sont de tailles inégales et se montrent longitudinalement bipartis. Le stade de la plaque équatoriale a dû leur échapper.

En ce qui concerne la prophase nous ne sommes pas de l'avis d'Holden et Harper sur le mode de formation du spireme épais ; nous pensons qu'il résulte de l'accolement de deux filaments minces. Entre les fig. 15 et 16 des auteurs il y a un hiatus ; on passe brusquement de filaments minces à des filaments épais ; un stade doit s'intercaler entre les deux mais Holden et Harper ne l'ont pas observé.

La description de la seconde mitose nous paraît erronée.

Nous ne nous arrêterons pas à un travail ancien de Poirault et Raciborski (1895) qui a trait à la division du noyau secondaire de *Coleosporium Euphrasiæ*, voisin de *Coleosporium Melampyri* que nous avons étudié, pas plus qu'à celui de Juel (1898) qui a étudié *Coleosporium Campanulae*. Disons seulement que Poirault et Raciborski croient à l'existence d'un chromosome unique dans le noyau haploïde ;

lors de la division du noyau de fusion de la téléutospore le cordon chromatique se contracte et se rassemble en deux chromosomes toruleux assez longs ; les auteurs supposent que les chromosomes se divisent longitudinalement mais ils ne l'affirment pas.

Juel tient pour vraisemblable l'existence d'un grand nombre de chromosomes au cours de la division du noyau de copulation de *Coleosporium Campanulæ*. Il est le premier à supposer que « l'axe de substance achromatique » décrit par Sappin-Trouffy est un fuseau ; il observe un corps en bâton ou en forme de fuseau à chaque pôle duquel se forment des fibres rayonnantes dont la partie centrale est peut-être un centrosome.

Blackman en 1904 a repris l'étude des divisions du noyau de fusion de *Gymnosporangium clavariæforme* que Sappin-Trouffy avait précédemment observées. Blackman signale un spirème épais qui se segmente en un certain nombre de chromosomes allongés ; ceux-ci sont si étroitement unis qu'il est difficile de les compter ; Blackman estime qu'il y en a au moins dix.

Le fuseau est formé dans le cytoplasme entre deux centrosomes qui proviennent de la division d'un seul observé antérieurement. Ce fuseau, d'abord assez court, s'allonge progressivement et le stade où il a atteint sa longueur maximum semble correspondre pour Blackman à la métaphase car c'est ce stade qu'il rencontre le plus fréquemment « but no distinct equatorial plate is ever formed ». A ce stade les chromosomes occupent habituellement les deux tiers de la longueur du fuseau ; ils apparaissent fusionnés partiellement ensemble mais quelques bouts libres ou la présence de masses irrégulières de chromatine témoignent de leur existence.

Nous n'avons pas étudié le *Gymnosporangium clavariæforme* mais nous pensons que la plupart des aspects que Blackman considère comme des aspects de métaphase sont

en réalité des aspects d'anaphase où les chromosomes-fils de la première cinèse ont déjà subi la division longitudinale que nous avons signalée dans le genre *Coleosporium*. Quant aux deux masses piriformes que Blackman observe à chaque pôle à la fin de l'anaphase il est probable que ces masses sont doubles ; chacune d'elles doit être un chromosome longitudinalement biparti dont une différenciation incomplète ne permet pas d'apercevoir la structure intime. Nous-même avons observé maintes fois le même aspect dans les *Coleosporium* sur des préparations insuffisamment décolorées. Blackman suppose que ces deux masses représentent deux masses chromatiques dérivées respectivement des deux noyaux qui se sont fusionnés dans la téleutospore.

A la deuxième division il y a encore un fuseau net mais d'après Blackman la chromatine forme simplement un réseau qui plus tard se sépare en deux portions. Nous pensons que Blackman n'a pas observé tous les stades de la seconde division et qu'en particulier la métaphase lui a échappé. Quelques-unes de ses figures (fig. 36 et 38_a d'une part, 41 et 41_a d'autre part) rappellent celles que nous avons observées chez *Coleosporium Senecionis* au début et à la fin de la mitose homéotypique ; entre ces deux stades il s'en intercale d'autres, notamment un stade de métaphase avec chromosomes nets et que Blackman n'a pas vu chez *Gymnosporangium clavariæforme*. Il doit exister comme il existe chez *Coleosporium Senecionis* mais la métaphase étant un stade relativement court on s'explique que l'auteur ne l'ait pas rencontré.

Nous avons vu précédemment que Blackman considère les mitoses végétatives des Urédinées comme des cas d'amitoses, de divisions directes. Il estime au contraire que la première mitose promycéliale est une forme typique de mitose avec formation de chromosomes bien que « the absence of any regular equatorial plate, the fact that no splitting can be observed and the early fusion of the chro-

mosomes suggest that perhaps even here the process may be reduced from a halving of definite chromatin elements to the more or less direct separation of chromatin material as a whole ».

Dans la deuxième division, bien que la structure du fuseau soit parfaitement typique, la chromatine, dit Blackman, ne forme pas de chromosomes distincts ; elle forme simplement un réseau qui se sépare ultérieurement en deux portions. « If this second method of division be still further reduced so that the chromatin instead of forming a network forms a solid mass and the spindle is represented only by a fine thread-like structure, we have the ordinary method of division characteristic of the nuclei, whether single or paired, of the cells other than those of the promycelium ».

Il ressort de l'étude que nous avons faite que dans le genre *Coleosporium* les cinèses végétatives aussi bien que les cinèses réductrices sont des formes de mitoses bien caractérisées.

D'autre part nous pensons qu'on doive rejeter d'une manière définitive l'opinion des auteurs qui croient à l'existence chez les *Coleosporium* d'un nombre de chromosomes supérieur à deux. De nouvelles recherches s'imposent pour le *Gymnosporangium clavariæforme* mais l'étude critique que nous avons faite des figures de Blackman nous oblige à croire que tout doit se passer dans le genre *Gymnosporangium* comme dans le genre *Coleosporium*. L'erreur de Blackman, comme celle de Juel, de Holden et Harper, relativement au nombre des chromosomes provient de ce qu'ils n'ont pas observé le stade de la plaque équatoriale et surtout de ce que le caractère hétérotypique de la première mitose promycéliale leur a échappé.

La métaphase est courte ; les phénomènes se précipitent à ce moment et il est difficile de les suivre. Au contraire l'anaphase est longue ; c'est ce stade qui est le plus souvent

rencontré, aussi est-il abondamment représenté par tous les auteurs, mais à l'anaphase les auteurs ont compté non pas des chromosomes mais des branches de chromosomes ou des masses chromatiques provenant de leur division. C'est ainsi que les anaphases de première division où les quatre chromosomes-fils se divisent longitudinalement ont laissé croire à l'existence d'un grand nombre de chromosomes et comme les divisions longitudinales ne sont pas toujours simultanées on s'explique le désaccord qui règne entre les auteurs relativement au nombre de ces chromosomes.

Nos recherches sur le genre *Coleosporium* établissent indiscutablement la présence de *deux chromosomes* dans le noyau végétatif du groupe de Champignons que nous avons étudié. Elles montrent d'autre part que la réduction chromatique dans ce groupe s'effectue immédiatement après la karyogamie comme l'avait indiqué Sappin-Trouffy et elles donnent tous les détails de cette réduction chromatique qui s'effectue suivant le schéma de la *préréduction hétérohoméotypique avec pseudo-réduction prophasique par parasyndèse*. C'est un exemple de plus de ce schéma si généralement réalisé chez les êtres supérieurs.

TROISIÈME PARTIE

LA QUESTION DES SPERMATIES ET L'ÉVOLUTION DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES URÉDINÉES

Nous avons étudié dans les deux parties qui précèdent les diverses interprétations de la sexualité actuelle des Urédinées. Nous avons rejeté la théorie qui considère le phénomène de duplication des noyaux comme le phénomène essentiel de la fécondation ; pour nous, le phénomène de la fusion des noyaux qui termine le tronçon binucléé est le phénomène capital de la reproduction sexuelle.

Cette forme de la fécondation, à savoir la fusion de deux noyaux réunis depuis plusieurs générations dans une même enveloppe cellulaire, ne paraît pas originelle bien qu'on la rencontre chez des êtres peu évolués ; elle a dû être précédée chez les Urédinées par une forme plus primitive de la sexualité que nos connaissances actuelles ne permettent pas de reconstituer aisément. Cependant il est chez les Urédinées des organes qui, après avoir été considérés comme des organes sexuels effectivement fonctionnels, sont aujourd'hui considérés par plusieurs auteurs comme des organes désuets témoins d'une sexualité archaïque aujourd'hui disparue : ce sont les spermaties.

Meyen (1841) émit le premier l'idée que les spermogonies des Urédinées, connues depuis Unger (1833), représentaient peut-être l'appareil du sexe masculin chez ces

Champignons. Tulasne (1851) reconnut l'analogie de ces organes et des spermogonies des Lichens et étendit aux corpuscules produits par les spermogonies des Urédinées le nom de spermaties usité pour désigner les éléments produits par les spermogonies des Lichens. Il pensait que les spermaties jouent le rôle d'éléments mâles dans la reproduction. De Bary (1866) discutant cette manière de voir considéra la sexualité des spermaties comme fort douteuse.

Aujourd'hui personne ne croit plus à une fonction actuelle des spermaties chez les Urédinées ; mais alors que certains auteurs, tels que Brefeld (1889), Van Tieghem (1891), Sappin-Trouffy (1896³), Maire (1902), Christman (1907), Dangeard (1903³), les considèrent comme des conidies, d'autres, avec Blackman (1904), Dittschlag (1910), von Kurssanow (1910), Maire (1911), Fromme (1912), y voient des vestiges d'organes mâles. Les faits sur lesquels se fonde cette dernière manière de voir sont relatifs d'une part à la structure des spermaties, d'autre part à la structure des écides, enfin aux rapports entre ces deux sortes de fructifications.

Les spermaties, par leur structure, peuvent être aisément comparées à des gamètes mâles. Elles sont formées en grand nombre ; chacune d'elles est de petite taille et possède un gros noyau dans un protoplasme peu abondant et dépourvu de réserves nutritives. Elles ne germent généralement pas ; quand elles le font c'est avec difficulté et elles ne fournissent que des ébauches de germination. Par leur couleur, par leur odeur, par les substances sucrées que produisent les conceptacles où elles naissent elles paraissent susceptibles d'être recherchées par les insectes et ces propriétés, qui leur ont valu les noms d'entomospores, d'osmospores, de stigmatospores, plaident en faveur du rôle d'organes mâles qui leur a été pendant longtemps attribué.

Pourtant pendant longtemps on ne connut aucun appareil susceptible d'être fécondé par elles. On soupçon-

nait les écidies de renfermer les gamètes femelles car les spermogonies et les écidies s'accompagnent souvent, se forment sur les mêmes plantes hospitalières et naissent souvent à la même époque mais la démonstration complète de rapports sexuels entre spermogonies et écidies exigeait la connaissance précise de la structure des écidies et en particulier du développement des jeunes écides.

Les recherches récentes ont conduit plusieurs auteurs à croire non à une fécondation effective actuelle des écidies ou des organes qu'elles renferment par les spermaties mais à une fécondation disparue dont on s'est efforcé de retrouver les vestiges.

Blackman (1904), étudiant le développement de l'écidie de *Phragmidium violaceum*, a montré que les jeunes écides présentent au-dessus d'un stroma mycélien à cellules uninucléées des filaments dressés formés d'une cellule supérieure uninucléée stérile et d'une cellule inférieure fertile également uninucléée ; c'est la structure que nous avons retrouvée chez le *Phragmidium subcorticium*. Pour Blackman la cellule fertile représente une oosphère, la cellule stérile un trichogyne analogue à celui des Floridées. Dans cette conception les spermaties représentent des gamètes mâles qui fécondaient les oosphères par l'intermédiaire des trichogynes. Les cellules stériles ont été retrouvées depuis par divers auteurs (Christman, 1905 ; Olive, 1908 ¹ ; von Kurssanow, 1910 ; Dittschlag, 1910 ; Fromme, 1912 ; M^{me} Moreau, 1914 ³) dont plusieurs acceptent l'interprétation de Blackman et croient à une sexualité ancienne des Urédinées comportant des spermaties et des trichogynes. Cette sexualité devenue désuète a été remplacée par les phénomènes actuels de duplications de noyaux et de fusions nucléaires que l'on connaît.

Structure des spermaties, rapports de voisinage des spermogonies et des écidies, présence d'organes sexuels anciennement fonctionnels dans les écidies, tels sont les

divers arguments invoqués en faveur de la nature sexuelle des spermaties.

Ces arguments sont de valeur inégale.

La structure des spermaties plaide autant en faveur de leur nature sexuelle qu'en faveur d'un rôle de dissémination par voie asexuelle. Cependant on doit reconnaître que, par les ébauches de germination qu'elles sont susceptibles de fournir, par leur ressemblance avec les conidies nées dans des pycnides chez les Ascomycètes, elles peuvent être interprétées comme des conidies. Il convient d'ajouter que les gamètes mâles sont parfois capables de développement, que la ressemblance des spermogonies et des pycnides peut être due à un phénomène de convergence, enfin que les spermaties se montrant par leur faible faculté de germination incapables de remplir d'une manière effective le rôle de spores asexuelles pleinement fonctionnelles on peut avec autant de raison leur attribuer le rôle de gamètes.

D'autre part il n'est pas douteux que des rapports étroits existent entre spermogonies et écidies. Cet argument ne saurait pourtant forcer la conviction et prouver d'une manière irréfutable un dimorphisme sexuel car des rapports aussi étroits existent souvent entre urédosores et téléutosores, entre ces fructifications et les spermogonies sans qu'on songe à voir dans ces cas l'indice d'un pareil dimorphisme. D'ailleurs la coexistence des écidies et des spermogonies n'est pas toujours réalisée, elle ne l'est jamais dans les espèces dépourvues de l'une ou de l'autre de ces deux fructifications.

Enfin l'interprétation de Blackman des cellules stériles comme trichogynes tire toute sa valeur d'une comparaison des Urédinées avec les Floridées et nous avons dit combien nous paraissent mal fondés les arguments en faveur d'une parenté des Urédinées et de ces Algues. La nature sexuelle des spermaties ne nous paraît donc avoir reçu de Blackman aucune confirmation et les meilleurs arguments en sa faveur restent ceux empruntés à leur structure.

De l'étude critique que nous venons de faire des arguments en faveur d'une nature sexuelle des spermaties il résulte que nous nous trouvons en présence de deux opinions presque également soutenables : ou bien ce sont des spores asexuelles et alors elles ne jouent pratiquement aucun rôle, ou bien ce sont des vestiges de gamètes mâles et jusqu'ici aucune tentative pour retrouver les vestiges des gamètes femelles correspondants n'a donné pleine satisfaction. C'est la découverte d'organes sexuels femelles vestigiels qui seule, dans l'état actuel de nos connaissances, nous paraît capable de forcer l'opinion en faveur de la nature sexuelle des spermaties.

C'est dans les écidies que ces organes vestigiels paraissent devoir être recherchés et nous voulons proposer ici une nouvelle interprétation des cellules stériles des auteurs en leur attribuant, à titre d'hypothèse, la valeur de gamètes femelles vestigiels homologues des spermaties.

Nous avons vu, en étudiant le développement des sores écidien, qu'on trouve chez les formes ayant conservé des caractères anciens (cæomas et quelques écides vraies) des vestiges d'un appareil producteur de cellules en chaînes que nous avons désigné du nom de préécide (M^{me} Moreau, 1914³). Ces vestiges étant de mieux en mieux conservés à mesure qu'on s'adresse pour les étudier à des formes de moins en moins évoluées nous supposons que la production des écides a été précédée dans la phylogénie des Urédinées, comme elle l'est dans leur ontogénie, par la formation de préécides productrices de cellules ayant un rôle dans la reproduction. Nous nous demandons si les préécidies ne représentent pas les équivalents femelles des spermogonies et si elles ne produisaient pas les gamètes femelles que fécondaient autrefois les cellules aux caractères de gamètes mâles que sont les spermaties.

Nous avons vu, en étudiant le développement du cæoma de *Phragmidium subcorticium*, quels sont les caractères

actuels des préécides dans un cas où elles sont particulièrement bien développées.

Comme une écidie, une préécidie renferme des cellules disposées en chaînes ; celles-ci sont produites par le jeu de cellules basales qui sont précisément les mêmes cellules basales qui plus tard donneront naissance aux cellules-mères des écidiospores. Par la manière dont elles naissent les cellules de la préécide sont donc comparables aux cellules-mères des écidiospores et nous les interpréterons volontiers comme des spores dont la production précède celle des écidiospores. La différence avec les spores écidiennes réside dans ce fait que, nées avant la duplication des noyaux des cellules basales, elles sont uninucléées comme les jeunes cellules basales elles-mêmes.

L'écide est donc précédée par un appareil de fructification qui affecte la forme d'un sore dit *préécide* dans lequel prennent naissance des sortes de spores dites *pré-écidiospores*.

Les préécidiospores ne sont pas autre chose que les cellules stériles, les « buffer cells », les prétendus trichogynes découverts par Blackman et retrouvés depuis par de nombreux auteurs ; dans la plupart des cas une ou deux cellules stériles sont produites mais parfois il s'en fait un plus grand nombre comme nous l'avons indiqué dans un des chapitres qui précèdent. Pour nous, les cellules stériles ne sont ni des cellules-tampons, ni des trichogynes, elles sont comparables à des spores produites en chaînes dans un sore.

Ces spores sont incapables de développement : leur noyau dégénère et elles-mêmes disparaissent ; on n'en trouve généralement pas trace ultérieurement dans l'écidie ; à ce point de vue elles sont comparables aux spermaties et, comme elles, elles sont sans descendance. Nous nous demandons donc si les spermaties et les préécidiospores ne représentent pas respectivement des gamètes mâles et des

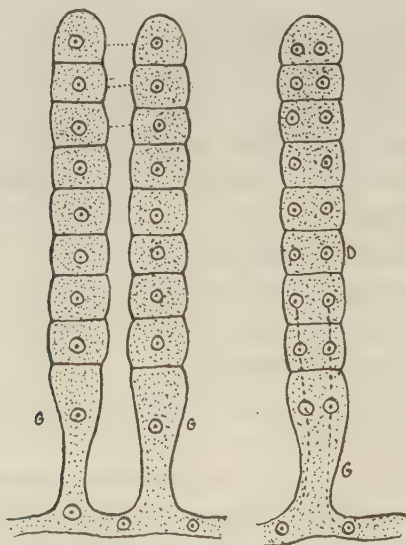
gamètes femelles, autrefois fonctionnels, aujourd'hui désuets.

Tout ce qu'on a dit sur les rapports topographiques des spermogonies et des écidies est valable pour les spermogonies et nos préécidies ; tous les arguments invoqués par les auteurs depuis Meyen (1841) pour établir que la spermogonie et l'écidie représentent l'un l'organe mâle, l'autre l'organe femelle, s'appliquent à la spermogonie et à la préécidie. Nous serions donc disposée à croire que les préécidies représentent une forme de fructifications homologue des spermogonies et que leurs spores, les cellules stériles ou préécidiospores, sont en réalité des gamètes que fécondaient les spermaties autrefois fonctionnelles. Comme les spermaties ces éléments naissent dans des sores où ils sont produits en files par le fonctionnement de cellules basales allongées ; comme les spermaties ils sont uninucléés. Ils s'en distinguent par une taille plus grande, un protoplasme plus riche, un noyau plus réduit, différences qui sont précisément celles qui séparent les gamètes mâles des gamètes femelles. Comparées aux spermaties les préécidiospores peuvent donc en représenter aisément les homologues femelles. Comme les spermaties elles se présentent aujourd'hui sous forme de cellules qui dégénèrent, forme qu'on peut attribuer à leur caractère de gamètes ayant cessé d'être fonctionnels.

Nous trouvons un appui à notre hypothèse dans le fait que les cellules stériles se détachent parfois des cellules allongées qui leur ont donné naissance comme l'a observé von Kurssanow (1910). Avant de disparaître les cellules stériles de *Puccinia peckiana* se détachent des cellules basales, tombent et gisent quelque temps dans l'intervalle qui sépare l'épiderme des jeunes cellules basales.

La sexualité actuelle des Urédinées nous paraît donc avoir été précédée d'une sexualité antérieure caractérisée par la fusion de deux cellules, une cellule mâle et une

cellule femelle ; nous devons nous demander quels sont les rapports que présente ce dernier mode de la sexualité avec les modes plus généralement réalisés chez les autres Champignons. Il nous paraît acceptable de voir avec Dangeard dans les Urédinées et dans tous les Champignons supérieurs des descendants des Champignons inférieurs où la reproduction sexuelle se faisait par la fusion de deux gamétanges. Dangeard a introduit dans nos idées sur la sexualité des Champignons la notion de la transformation des gamétanges en organes qu'il désigne du nom de gamétophores ; il illustre cette manière de voir (Dangeard, 1903³) par un croquis schématique où il montre deux gamétophores théoriques produisant chacun des cellules uninucléées.



(D'après Dangeard, 1903³).

Théoriquement puisque chacun d'eux représente le résultat de la transformation d'un gamétange des fusions devraient se produire entre les articles de ces gamétophores

et entre leurs noyaux. Schématiquement Dangeard imagine que les noyaux en files, séparés dans ces deux gamétophores, se sont réunis sans se confondre dans un gamétophore unique d'où la formation de cellules binucléées.

Les Urédinées nous paraissent offrir précisément la réalisation fidèle de ce schéma théorique. Les deux gamétophores uninucléés sont respectivement les cellules basales des spermaties et les cellules basales des précidiospores ; des fusions ont dû se faire autrefois entre les cellules produites, précidiospores et spermaties ; aujourd'hui la fusion de deux gamétophores voisins, de deux gamétophores femelles, assure la formation de chaînes de cellules binucléées.

La fécondation qui se faisait autrefois entre noyaux appartenant à des gamétanges différents a été remplacée par une fusion de noyaux appartenant à des gamétophores dont l'ensemble représente un gamétange disparu. Tous les noyaux des gamétophores étant homologues et chacun représentant un noyau sexuel situé autrefois dans un gamétange la fécondation s'est faite par l'union de deux quelconques d'entre ces noyaux, soit qu'ils appartiennent aux cellules terminales des gamétophores, soit que l'un d'eux appartienne à l'avant-dernière cellule du même gamétophore ou d'un gamétophore voisin. Une fusion s'est donc produite entre les cellules terminales de deux chaînes parallèles ou entre une cellule terminale et une cellule sous-jacente. Il est vraisemblable qu'une fusion de noyaux suivait autrefois immédiatement cette fusion cellulaire mais, par un de ces phénomènes de retard dans la fusion des noyaux dont les Champignons offrent de nombreux exemples, la karyogamie a été reportée dans la téléutospore, séparée du phénomène précurseur de la fusion de cellules par une série de générations de cellules binucléées.

Nous comprenons donc l'évolution de la sexualité chez les Urédinées de la façon suivante :

Les ancêtres des Urédinées devaient posséder des gamé-

tanges comme les Champignons inférieurs, mélangeant leurs protoplasmes, fusionnant leurs noyaux. De même que l'évolution de la sexualité s'est faite chez les Ascomycètes par la transformation des gamétanges en gamétophores, de même chez les ancêtres des Urédinées les gamétanges respectivement mâles et femelles se sont transformés, les premiers en gamétophores mâles ou spermogonies, les seconds en gamétophores femelles ou préécides. Ces gamétophores des Urédinées présentent un intérêt spécial : ils produisent effectivement des gamètes individualisés (spermaties, préécidiospores) non fonctionnels il est vrai mais qui sont les vestiges d'un état de choses ancien où la reproduction sexuelle se faisait par l'union de gamètes produits par des gamétophores issus de la transformation de gamétanges. Ce procédé n'a pas persisté, les gamètes ont cessé d'être fonctionnels et ce sont les cellules qui les produisaient ou même les cellules basales des gamétophores qui, en s'unissant, ont assuré la reproduction sexuelle. Une fusion nucléaire suivait de près la fusion cellulaire, elle a été retardée et reportée dans la téléutospore. Entre la fusion cellulaire et la fusion nucléaire s'est intercalé dans le cycle du développement un tronçon binucléé plus ou moins long.

La reproduction sexuelle des Urédinées nous paraît donc avoir franchi, à partir de leurs ancêtres à gamétanges, les trois étapes suivantes : une gamétangie, une mérogamie, une autogamie.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Nous avons défini un acte sexuel complet la série des phénomènes qui, amenant deux noyaux dans un même protoplasme, les unit dans un noyau double que la réduction chromatique ramène ultérieurement à un état haploïde.

Chez les Urédinées la duplication des noyaux se fait généralement par cytogamie ; trois ordres de phénomènes constituent donc les phénomènes sexuels chez ces Champignons :

- | | |
|----|------------------------------|
| 1° | des phénomènes de cytogamie, |
| 2° | — de karyogamie, |
| 3° | — de réduction chromatique. |

Ce sont ces trois ordres de phénomènes que nous avons étudiés. Nous résumons ici leurs caractères essentiels.

1° Cytogamie et duplication de noyaux.

Nous avons accordé une attention particulière à la structure régulièrement binucléée que présentent la plupart des Urédinées pendant une période étendue de leur développement ; elle constitue une condition spéciale que nous croyons en rapport avec les caractères très particuliers que revêtent les phénomènes sexuels chez ces Champignons, aussi nous sommes-nous attachée à rechercher l'origine du tronçon binucléé chez plusieurs espèces.

En général elle coïncide avec la production des fructifications : elle se fait à la base des écidies quand les écidies existent, à la base d'autres sores quand les écidies font défaut.

Le *Phragmidium subcorticium* nous a servi de type pour l'étude de l'origine de la condition binucléée dans les formes à cæomas ; on sait qu'on désigne ainsi une forme simple d'écidies sans pseudo-péridium.

Le cæoma de première formation du *Phragmidium subcorticium* se développe de la façon suivante : il se forme immédiatement sous l'épiderme de la plante hospitalière un tissu d'hyphes aux cellules uninucléées dont les plus superficielles s'allongent et fonctionnent comme des cellules basales ; elles découpent en files à leur extrémité supérieure de petites cellules dont les plus anciennes sont repoussées par les plus récemment formées. L'activité de ces cellules basales est suspendue par des phénomènes de cytogamie qui se produisent le plus souvent entre deux cellules basales contiguës mais parfois entre une cellule basale et une cellule sous-jacente. Grâce à cette cytogamie chaque cellule basale devient binucléée. A cette modification de structure de la cellule basale correspondent des différences entre les cellules qu'elle détache avant et après la cytogamie. Les premières sont uninucléées, formées en petit nombre ; leur protoplasme s'appauvrit, leur noyau dégénère, elles-mêmes disparaissent ; les secondes sont des cellules vigoureuses, nombreuses, binucléées ; ce sont les cellules-mères des écidiospores, chacune donne naissance à une cellule intercalaire et à une écidiospore, toutes deux binucléées. Nous avons donné au cæoma jeune, avant la cytogamie, le nom de *précide* ; les cellules formées par lui, qui correspondent aux cellules stériles, « buffer-cells », trichogynes des auteurs, sont des *précidiospores*.

L'étude du développement d'une écidie typique, pourvue d'un pseudo-péridium, a été faite sur le *Puccinia Violæ*.

L'écidie de *Puccinia Violæ* se développe essentiellement de la même façon que le cæoma de *Phragmidium subcorticium* : dans les deux cas il y a formation de cellules basales uninucléées capables de produire des cellules stériles uni-

nucléées et, après duplication de leurs noyaux par des phénomènes de cytogamie, capables de produire des cellules-mères d'écidiospores binucléées. Des différences séparent cependant les deux développements et nous les considérons comme l'indication du caractère évolué des écidies vraies par rapport aux caëomas. C'est d'abord la naissance profonde des cellules basales de l'écidie non directement sous l'épiderme mais sous une couche épaisse d'hyphes stériles ; c'est ensuite l'irrégularité dans la production des cellules stériles dont l'existence est inconstante et dont les caractères diffèrent parfois de ceux des préécidiospores du caëoma de *Phragmidium subcorticium* ; enfin c'est la spécialisation chez *Puccinia Violæ* des files d'écidiospores les plus externes et des spores les premières formées dans chacune des files centrales et leur transformation en cellules particulières constituant le périidium. Malgré ces différences qui marquent le caractère plus évolué des écidies par rapport aux caëomas le phénomène le plus important pour le développement ultérieur de l'Uredinée reste le même : un phénomène de cytogamie assure dans les deux cas la duplication des noyaux.

C'est encore le même phénomène que nous avons rencontré chez trois formes incomplètes, dépourvues d'écidies, trois micro-formes, où la duplication des noyaux a lieu, en l'absence de sore écidien, à la base du téléutosore. Chez *Puccinia Malvacearum* et chez *Puccinia Buxi* une courte chaîne de cellules binucléées surmonte la cellule double qui résulte d'une cytogamie et se termine bientôt par une téléutospore. Chez *Uromyces Ficariæ*, des cytogamies assurent encore la structure binucléée des cellules qui produisent les téléutospores mais ici un intervalle plus grand sépare la cytogamie de la production des téléutospores, on croirait que le phénomène de cytogamie tend à se dégager de celui de la production d'un appareil fructifère.

D'ailleurs si la rencontre des cytogamies à la base d'un sore est une chose fréquente il ne paraît pas y avoir un

lien nécessaire entre les deux phénomènes : duplication des noyaux et naissance d'un sore. C'est ainsi que chez une autre micro-forme, *Uromyces Scillarum*, la duplication des noyaux se fait d'une manière précoce, à un endroit encore indéterminé du développement et par des voies qui nous sont encore inconnues mais sans rapport immédiat avec la production des téléutosores. Les téléutosores en effet naissent sur un mycélium végétatif qui est binucléé. *Uromyces Scillarum* réalise donc un type de développement des micro-formes comportant un appareil végétatif formé de cellules binucléées, différent par conséquent du type de développement de *Puccinia Malvacearum*, *Puccinia Buxi* et *Uromyces Ficariæ*, trois micro-formes dont l'appareil végétatif est formé par un mycélium uninucléé.

Le fait qu'il n'y a pas de rapport nécessaire entre la production d'un sore, même écidien, et le phénomène de la duplication de noyaux est particulièrement illustré par l'étude que nous avons faite du développement de l'écidie d'un *Endophyllum*, *Endophyllum Euphorbiæ* (D. C.) Winter var. *uninucleatum*.

Dans ce genre *Endophyllum* — que caractérisent des traits spéciaux puisque les mêmes spores y sont des écidiospores par leur origine et des téléutospores par leur destinée, dont plusieurs espèces ont offert aux histologistes qui en ont fait l'étude des particularités remarquables — nous avons décrit une forme aux caractères véritablement aberrants puisqu'elle constitue le seul exemple connu jusqu'ici d'une forme écidienne qui, à aucun moment de son histoire, ne renferme de cellules binucléées. Elle paraît identique par ses caractères extérieurs à l'*Endophyllum Euphorbiæ* étudié par Sappin-Trouffy dont nous avons vérifié le caractère binucléé des écidiospores ; elle s'en distingue essentiellement par la condition uninucléée de toutes ses cellules.

L'origine de cette structure uninucléée réside dans l'absence de cytogamie à la base de l'écide. Le développe-

ment de cette écide n'est pas profondément différent de celui de l'écide du *Puccinia Violæ*. Notons cependant que les cellules basales de notre *Endophyllum* naissent un peu plus profondément dans la feuille d'Euphorbe que celles du *Puccinia Violæ* dans la feuille de *Viola* ; elles sont surmontées non seulement par l'épiderme et par une couche d'hyphe stériles mais encore par une couche de cellules sous-épidermiques ; remarquons encore que les cellules stériles qui se formaient d'une façon irrégulière chez le *Puccinia Violæ* ne se montrent jamais dans notre *Endophyllum uninucleatum*. Quant au pseudo-péridium, il naît comme chez le *Puccinia Violæ* et se montre aussi différencié que dans cette espèce.

Ces caractères de l'écidie de notre *Endophyllum* aux cellules uninucléées nous font considérer que cette forme est une forme dérivée en dépit de son cycle évolutif court et de sa structure nucléaire simple. Elle dérive d'*Endophyllum* à écidies normales et marque dans la série des *Endophyllum* le terme de la régression du tronçon binucléé dont on suit la disparition depuis les formes normales — par l'intermédiaire des formes où une dégénérescence de noyaux ramène les cellules de la structure binucléée à la structure uninucléée — jusqu'à notre forme écidienne où la condition uninucléée se poursuit depuis le mycélium sous-écidien jusqu'aux écidiospores mûres.

Considérant alors comme très évoluée l'écidie dont nous venons de parcourir le développement et comparant ses caractères à ceux de l'écidie et du cœoma précédemment étudiés nous pouvons établir de la façon suivante les grandes lignes de l'évolution des écidies :

Les sores écidien actuels ont dû être précédés dans la phylogénie des Urédinées, comme ils le sont dans l'ontogénie des formes que nous considérons comme archaïques, par des sores aux cellules uninucléées, dits préécides, producteurs de spores, dites préécidiospores, aujourd'hui dé-

suètes, et que nous avons considérées comme les équivalents femelles des spermaties dont elles recevaient autrefois la fécondation. Cette forme ancienne de la sexualité ayant disparu la fusion des gamètes et de leurs noyaux a été remplacée par une cytogamie à la base d'un sore et par une karyogamie dans la téléutospore.

Les cæomas nous paraissent être les moins évolués des appareils écidien actuels, les préécidiospores y sont encore quelquefois bien représentées ; elles ne se font plus qu'avec irrégularité dans certaines écidies plus évoluées que les cæomas ; elles ne se font plus du tout chez les formes les plus évoluées.

En même temps que nous voyons disparaître la production des préécidiospores dans la série des formes jalonnée par *Phragmidium subcorticium*, *Puccinia Viola*, *Endophyllum uninucleatum* nous assistons à l'enfoncement du sore écidien d'abord dans la profondeur d'un tissu d'hyphes stériles sous-épidermiques, s'enfonçant sous une couche sous-épidermique dans les formes les plus récentes. Enfin nous voyons se former une enveloppe du sore écidien sous la forme d'un pseudo-péridium qui manque aux formes inférieures et apparaît dans les formes les plus évoluées. Telles sont les diverses transformations qui nous conduisent des cæomas archaïques aux plus récentes des écidies typiques.

2° Karyogamie.

Le tronçon binucléé que nous avons vu s'établir en général par un phénomène de cytogamie à la base d'un sore se termine dans la téléutospore par la karyogamie. C'est un des traits les plus singuliers de la cytologie des Urédinées, et qui se retrouve chez les autres Champignons, que cette fusion de noyaux qui vient unir en un noyau diploïde deux noyaux dont les ancêtres étaient depuis longtemps rapprochés dans la même cellule. Son

existence paraît être générale dans les téléutospores, elle ne fait défaut que dans des spores fonctionnant comme téléutospores chez quelques *Endophyllum*. De nombreux auteurs l'ont constatée depuis Dangeard et Sappin-Trouffy, nous-même l'avons rencontrée dans des Urédinées diverses : *Puccinia Buxi*, *Puccinia Malvacearum*, *Uromyces Ficariæ*, *Uromyces Scillarum*, *Phragmidium subcorticium*, *Coleosporium Senecionis*, *Coleosporium Melampyri*, *Coleosporium Sonchi*, etc. Comme elle n'a donné lieu de notre part à aucune observation particulière nous n'insisterons pas sur elle dans ce résumé quelle que soit l'importance qu'elle tiende dans le développement des Urédinées et nous abordons l'exposé de nos observations sur l'acte final du processus sexuel, la réduction chromatique.

3^o Réduction chromatique.

Nous avons étudié la réduction chromatique dans trois espèces du genre *Coleosporium* : *C. Senecionis*, *C. Melampyri* et *C. Sonchi*. Elle a lieu à la germination de la téléutospore lors des deux divisions promycéliales du noyau de fusion.

Une étude des divisions réductrices nécessitait la connaissance préalable des caractères essentiels de la division végétative. Nous avons observé cette dernière dans la seconde forme écidienne de *Coleosporium Senecionis* ainsi que chez *Puccinia Violæ*, *Puccinia Buxi*, *Phragmidium subcorticium* et *Endophyllum Euphorbiæ*. C'est une mitose typique, une mitose à deux chromosomes, avec fuseau net et centrosomes bien visibles. Il y a disparition précoce de la membrane nucléaire mais le nucléole persiste pendant presque toute la durée de la division. A la prophase il ne se forme pas de spirème, la chromatine se condense directement en deux chromosomes. Ces deux chromosomes se di-

visent longitudinalement soit dès la fin de la prophase, soit au commencement de la métaphase ; ils donnent quatre chromosomes-fils qui se dirigent par paires vers les deux pôles du fuseau et contribuent à la formation de deux noyaux-fils.

Lors des mitoses réductrices les aspects observés diffèrent. Nous avons fait l'étude détaillée de ces mitoses dans la téleutospore en germination de *Coleosporium Senecionis*.

Le noyau de fusion possède à l'état quiescent une structure réticulée. Quand il se divise la structure réticulée fait place à une structure filamenteuse à filaments minces (*noyau leptotène*). A un stade ultérieur, pendant le synapsis, les filaments minces se montrent appariés (*noyau zygotène*) ; il en résulte un spirème épais (*noyau pachytène*). Ce spirème épais se dédouble longitudinalement (*noyau strepsitène*) quand le synapsis prend fin. Les deux moitiés du dédoublement longitudinal, par un épaississement et un raccourcissement progressifs, deviennent les deux branches de figures caractéristiques qu'on observe à la fin de la prophase, de figures à deux branches qui sont les chromosomes définitifs de la première cinèse (stade de *diacinèse*).

Deux chromosomes à deux branches sont ainsi formés dans le noyau en division de la téleutospore âgée de *Coleosporium Senecionis*. La membrane nucléaire et le nucléole disparaissent. Un fuseau apparaît terminé à chacune de ses extrémités par un centrosome. Sur ce fuseau et en son milieu chacun des deux chromosomes diacinétiques superpose ses deux branches (métaphase). Les deux branches sont deux chromosomes somatiques qui se sont unis pendant la prophase et qui vont se séparer à nouveau à la fin de la métaphase pour constituer deux chromosomes-fils de la première cinèse. Le début de l'anaphase montre quatre chromosomes-fils situés deux par deux de part et d'autre de l'équateur du fuseau. Ces quatre chromosomes-fils subissent une *division longitudinale durant l'anaphase* ; c'est là une anaphase particulière, une anaphase qui prépare les chromosomes-fils de

la deuxième cinèse. A la fin de l'anaphase on observe deux chromosomes bivalents à chaque pôle du fuseau.

La première division est achevée ; elle donne naissance à deux petits noyaux qui prennent une structure réticulée comme le noyau-père qui leur a donné naissance, acquièrent une fine membrane mais pas de nucléole. Ils se divisent avant d'avoir acquis leur structure définitive ; c'est la deuxième mitose promycéliale ; c'est une mitose particulière dont nous allons résumer les principaux caractères.

A la prophase la structure réticulée disparaît et dans chaque noyau *deux chromosomes bivalents* apparaissent ; ces deux chromosomes sont doubles et ils se montrent doubles dès qu'ils apparaissent. Quand on les observe ils occupent déjà l'équateur d'un fuseau qui se forme de bonne heure dans le cytoplasme, après la disparition précoce de la membrane nucléaire. A la fin de la métaphase il y a séparation pure et simple des deux branches de chaque chromosome. Les quatre branches contribuent par paires à la formation de deux nouveaux noyaux-fils. Ces quatre branches sont donc les quatre chromosomes-fils de la deuxième mitose et ce ne sont pas autre chose que les moitiés longitudinales anaphasiques des chromosomes-fils de la première mitose.

Quatre noyaux résultent des deux divisions successives que nous venons d'étudier. Dans ces quatre noyaux le nombre des chromosomes est réduit. Partis d'un noyau diploïde nous arrivons à quatre noyaux haploïdes : c'est donc la *réduction chromatique* que nous avons observée.

La première mitose est essentiellement caractérisée par une longue prophase et par la présence de deux chromosomes à deux branches au stade de la plaque équatoriale qui donnent quatre chromosomes-fils dédoublés longitudinalement à l'anaphase : ce sont là les caractères d'une *mitose hétérotypique*.

La deuxième mitose ne comporte pas de division longitu-

dinale des chromosomes ; elle est essentiellement caractérisée par la séparation pure et simple des branches de deux chromosomes doubles qui se montrent doubles dès qu'ils apparaissent : c'est une *mitose homéotypique*.

L'étude des mitoses promycéliales de *Coleosporium Melampyri* et *Coleosporium Sonchi* nous a fourni les mêmes résultats essentiels.

La réduction chromatique dans le genre *Coleosporium* s'effectue donc suivant le schéma *hétérohoméotypique*. La première cinèse, dissociant les chromosomes hétérotypiques en leurs deux branches constituantes, effectue réellement la réduction, elle est « euméiotique » ; la deuxième est équationnelle.

A la prophase de la première mitose les quatre chromosomes somatiques du noyau de fusion se groupent *longitudinalement* par paires en deux chromosomes doubles : c'est la *pseudo-réduction prophasique par parasyndèse ou zygoténie*. La réduction effective du nombre des chromosomes se réalise à la métaphase qui distribue aux deux pôles du fuseau des chromosomes somatiques complets, qui partage entre deux noyaux-fils les quatre chromosomes du noyau-père ; comme il s'agit de la métaphase de la première mitose c'est une *préréduction*.

C'est donc suivant le type d'une *préréduction hétérohoméotypique préparée par une pseudo-réduction prophasique par parasyndèse* que la réduction chromatique s'effectue chez les Urédinées. C'est le schéma réalisé chez beaucoup de plantes supérieures et animaux que nous retrouvons ici.

Les Urédinées envisagées au point de vue de leur reproduction sexuelle présentent ce grand intérêt d'offrir les divers actes qui la composent sous une forme dissociée qui diffère de celle qu'on a l'habitude de rencontrer ailleurs. Comme partout la sexualité comporte comme nous venons de le voir la réunion de deux noyaux dans une même

cellule, une karyogamie, une réduction chromatique.

Chez les êtres primitifs ces trois phénomènes se passent dans le même organe et se succèdent de très près : c'est ainsi que chez un *Spirogyra* la fusion des gamètes est suivie de la fusion de leurs noyaux et que la germination du zygote s'accompagne d'une réduction chromatique. Tous les noyaux d'un *Spirogyra*, le noyau du zygote mis à part, sont semblables les uns aux autres : le noyau du zygote, à $2n$ chromosomes, étant dit diploïde, tous les noyaux végétatifs, à n chromosomes, sont des noyaux haploïdes. Considérons au contraire un animal supérieur : ici encore la fusion des gamètes est suivie immédiatement de la fusion des noyaux laquelle donne naissance à un noyau diploïde, mais la réduction chromatique n'intervient pas immédiatement, elle n'a lieu que beaucoup plus tard lors de la production de nouveaux gamètes. Ici, le noyau singulier est le noyau du gamète, il est haploïde ; tous les noyaux végétatifs sont des noyaux diploïdes.

Ces deux types de développement s'expriment en disant que l'appareil végétatif d'un *Spirogyra* est une haplophase, celui d'un animal supérieur une diplophase.

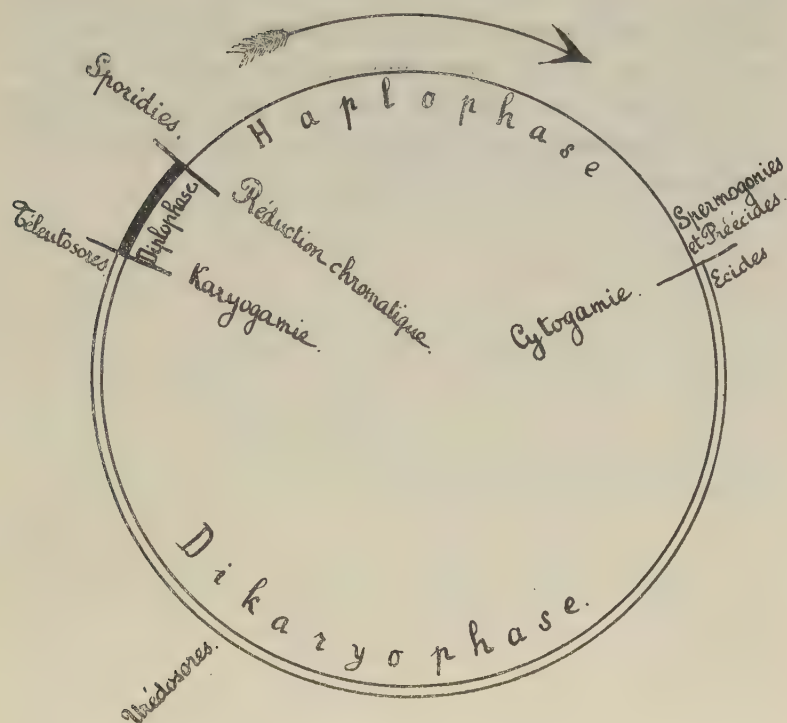
Si l'on considère le premier comme primitif le second s'en déduit par un retard dans la réduction chromatique. Un retard moins accusé de la réduction chromatique se rencontre chez les plantes supérieures : chez elles la fusion nucléaire suit encore la fusion des gamètes, celle-ci fournit un noyau diploïde qui reste tel au cours de nombreuses générations jusqu'au moment où, lors de la formation des spores (microspores, macrospores, grains de pollen, cellules-mères de sac embryonnaire), une réduction chromatique le transforme en un noyau haploïde. Dans ce cas parmi les noyaux végétatifs il en est d'haploïdes et de diploïdes. L'appareil végétatif d'une plante supérieure comprend une diplophase suivie d'une haplophase. Grâce à la dissociation des deux derniers phénomènes de l'acte

sexuel complet (fusion de noyaux et réduction chromatique) il s'introduit donc dans le cycle évolutif un état diploïde une période de diplophase qui peut vis-à-vis de l'haplophase devenir prépondérante et même occuper le cycle évolutif presque tout entier.

Une semblable dissociation peut avoir lieu entre les deux premiers phénomènes de l'acte sexuel complet, duplication de noyaux et fusion nucléaire. C'est ce qui a lieu chez beaucoup de Champignons, particulièrement chez les Urédinées. La fusion des cellules qui entraîne la duplication des noyaux n'est pas suivie d'une fusion immédiate de ces derniers, aussi le cycle évolutif se complique-t-il d'une phase nouvelle caractérisée par la possession régulière de deux noyaux par cellule, nous l'appelons une dikaryophase.

L'appareil végétatif d'une Urédinée relève donc d'une haplophase pour ce qui est du mycélium uninucléé, d'une dikaryophase pour ce qui concerne le tronçon binucléé. En joignant à ces deux phases la courte période de diplophase réalisée dans la téléutospore âgée après la fusion des noyaux le cycle évolutif d'une Urédinée complète comprend trois phases : une *haplophase* aux cellules uninucléées, ou haplocytes, productrice de sporidies, de spermogonies et de préécides ; une *dikaryophase* à cellules binucléées, ou dikaryocytes, pendant laquelle se produisent des écidiospores, des urédospores et des téléutospores ; enfin une *diplophase* réduite s'étendant de la téléutospore adulte à sa germination, la vieille téléutospore étant un diplocyte.

Le schéma ci-après résume le cycle évolutif d'une telle Urédinée complète : le trait fin, unique, qui va de la réduction chromatique à la cytogamie, indique le stade aux cellules uninucléées, l'haplophase ; le double trait qui va de la cytogamie à la karyogamie marque la phase à deux noyaux, c'est la dikaryophase ; enfin le gros trait qui s'étend de la karyogamie à la réduction chromatique marque la place restreinte qu'occupe la diplophase.



Ces trois phases du cycle évolutif des Urédinées se retrouvent chez tous les êtres vivants avec une importance relative variable avec les groupes envisagés. Chez les Urédinées la diplophase est courte; chez les animaux supérieurs, au contraire, elle s'étend longuement aux dépens de l'haplophase et de la dikaryophase. Celle-ci est très généralement réduite chez les animaux et les végétaux supérieurs; pour lui voir prendre une certaine importance il faut s'adresser à certains Protozoaires et mieux aux Champignons. Parmi ces derniers les Urédinées possèdent un cycle évolutif dont la dikaryophase occupe une partie très étendue; elle doit ce développement spécial à une forme particulière de la dissociation des phénomènes sexuels, différente des autres formes le plus souvent réalisées chez les êtres vivants. C'est

cette dissociation grâce à laquelle l'étude de la sexualité chez les Urédinées est intimement liée à celle de leur cycle évolutif qui donne aux phénomènes sexuels chez ces Champignons les traits qui leur sont propres et confère aux phénomènes de la sexualité chez les Urédinées tout leur intérêt.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Allen (C. E.).** — *Chromosome reduction in Lilium canadense* (Bot. Gaz., vol. XXXVII, 1904).
- Allen (C. E.)** ¹. — *Nuclear division in the pollen mother-cells of Lilium canadense* (Ann. of Bot., t. XIX, 1905).
- Allen (C. E.)** ². — *Das Verhalten der Kernsubstanzen während der Synapsis in den Pollenmutterzellen von Lilium canadense* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).
- Arnaud (G.).** — *La mitose chez Capnodium meridionale et chez Coleosporium Senecionis* (Bull. Soc. Myc. Fr., t. XXIX, p. 345-347, 1913).
- Bandi (W.).** — *Beiträge zur Biologie der Uredineen [Phragmidium subcorticium (Schrank) Winter, Puccinia Caricis-montana (E. Fischer)]* (Hedwigia, Bd. XLII, p. 118, 1903).
- Bary (A. de).** — *Untersuchungen über Uredineen*. (Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, p. 15-50, 1865) (publié en 1866).
- Bary (A. de).** — *Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten* (Leipsig, 1866).
- Beauverie (J.).** — *Sur le chondriome d'une Urédinée : le Puccinia malvacearum* (Soc. de Biol., p. 359-361, réunion de Nancy 17 février 1914, Bull. du 6 mars 1914).
- Berghs (J.).** — *La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale :*
- I. *Depuis le spirème jusqu'aux chromosomes mûrs dans la microsporogénèse d'Allium fistulosum et de Lilium lancifolium* (La Cellule, t. XXI, fasc. 1, 1904 ¹).
 - II. *Depuis la sporogonie jusqu'au spirème définitif dans la microsporogénèse de l'Allium fistulosum* (La Cellule, t. XXI, fasc. 2, 1904 ²).
 - III. — *La microsporogénèse de Convallaria maialis* (La Cellule, t. XXII, fasc. 1, 1905 ¹).
 - IV. — *La microsporogénèse de Drosera rotundifolia, Narthecium ossifragum et Helleborus foetidus* (La Cellule, t. XXII, fasc. 1, 1905 ²).
- Bessonoff (N.)** ¹. — *Sur quelques faits relatifs à la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphacées* (C. R. Ac. Sc., p. 1123-1125, séance du 20 avril 1914).

- Bessonoff (N.)². — *Quelques nouveaux faits concernant la formation du périthèce et la délimitation des ascospores chez les Erysiphacées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXX, p. 406, 1914).
- Blackman (V. H.). — *On the fertilization, alternation of generations and general cytology of the Uredineæ* (Ann. of Bot., t. XVIII, p. 323-373, 1904).
- Blackman (V. H.) and Fraser (Miss H. C. I.). — *Further studies on the sexuality of the Uredineæ* (Ann. of Bot., t. XX, p. 35-48, 1906).
- Boveri (Th.). — *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. Jena, 1904.
- Brefeld (O.). — *Untersuchungen aus dem Gesamtgebiete der Mykologie*, Bd. VIII, 1889.
- Christman (A. H.). — *Sexual reproduction in the Rusts* (Bot. Gaz., vol. XXXIX, n° 4, p. 267-274, avril 1905).
- Christman (A. H.). — *Alternation of generations and the morphology of the spore-forms in Rusts* (Bot. Gaz., vol. XLIV, n° 2, p. 81-100, août 1907).
- Claussen (P.). — *Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten : Pyrenema confluens* (Zeits. f. Bot., Bd. IV, H. 1, 1912).
- Dangeard (P. A.). — *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, série VI, p. 65-292, 1898).
- Dangeard (P. A.). — *Etude de la karyokinèse chez la Vampyrella vorax Cnk.* (Le Botaniste, série VII, 1900.)
- Dangeard (P. A.)¹. — *L'organisation du Trëpomonas agilis Duj.* (Le Botaniste, série IX, p. 13-15, 1903, et C. R. Ac. Sc., t. CXXXV, 1903).
- Dangeard (P. A.)². — *Contribution à l'étude des Diplozoaires* (Le Botaniste, série IX, p. 25-28, 1903, et C. R. Ac. Sc., t. CXXXVI, 1903).
- Dangeard (P. A.)³. — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (1^{re} partie) (Le Botaniste, série IX, 1903-1906).
- Dangeard (P. A.). — *Recherches sur le développement du périthèce chez les Ascomycètes* (2^e et 3^e parties) (Le Botaniste, série X, 1907).
- Dangeard (P. A.). — *Sur les phénomènes de fécondation chez les Zygnema* (C. R. Ac. Sc., t. CXLVIII, p. 1406, 1909).
- Dangeard (P. A.). — *Etudes sur le développement et la structure des organismes inférieurs* (Le Botaniste, série XI, 1910).
- Dangeard (P. A.) et Sappin-Trouffy. — *Une pseudo-fécondation chez les Urédinées* (C. R. Ac. Sc., 6 février 1893).
- Dangeard (P. A.) et Sappin-Trouffy. — *Réponse à une note de MM. G. Poirault et Raciborski sur la karyokinèse chez les Urédinées* (Le Botaniste, série IV, 1895, et C. R. Ac. Sc., 1895).
- Davis (B. M.). — *Oogenesis in Saprolegnia* (Bot. Gaz., vol. XXXV, p. 233, 1903).
- Dittschlag (E.). — *Zur Kenntniss der Kernverhältnisse von Puccinia Falcariæ* (Centrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXVIII, p. 473-492, 1910).
- Eriksson. — *Vie latente et plasmétique de certaines Urédinées* (C. R. Ac. Sc., Paris, t. CXXIV, p. 475, 1897).

- Ernst. — *Chromosomenreduction, Entwicklung des Embryosackes und Befruchtung bei Paris quadrifolia und Trillium grandiflorum* (Flora, vol. XCI, 1902).
- Farmer (J. B.). — *Telosynapsis and parasynapsis* (Ann. of Bot., vol. XXVI, 1912).
- Farmer (J. B.) et Moore (J. E.). — *New investigations into the reduction phenomena of animals and plants* (Proc. of the Roy. Soc., vol. LXXII, 1903).
- Farmer (J. B.) et Moore (J. E.). — *On the maiotic phase (reduction divisions) in animals and plants* (Quat. Journ. of Microsc. Sc., vol. XLVIII, 1905).
- Farmer (J. B.) et Digby. — *On the cytological features exhibited by certain varietal and hybrid Ferns* (Ann. of Bot., vol. XXIV, 1910).
- Fischer (Ed.). — *Die Uredineen der Schweiz* (Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, 1904).
- Fischer (Ed.). — *Analyse d'un article de Moreau (M^{me} F.) : « Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée »* (Mycol. Centralbl., Bd. I, p. 97, 1912).
- Flemming. — *Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle* (Arch. f. Mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887).
- Fraser. — *Contribution to the cytology of Humaria rutilans Fr.* (Ann. of Bot., t. XXII, 1908).
- Fraser et Brooks. — *Further studies on the cytology of the ascus* (Ann. of Bot., t. XXIII, 1909).
- Fraser et Welsford. — *Further contribution to the cytology of the Ascomycetes* (Ann. of Bot., t. XXII, 1908).
- Fries (R. E.). — *Ueber die cytologischen Verhältnisse bei der Sporenbildung von Nidularia* (Zeit. f. Bot., Bd. III, p. 145-165, 1911).
- Fromme (F. D.). — *Sexual fusions and spore development of the flax rust* (Bull. of the Torrey bot. Club, vol. XXXIX, p. 113-131, 1912).
- Fromme (F. D.) — *The morphology and cytology of the æcidium cup* (Bot. Gaz., vol. LVIII, 1914).
- Grégoire (V.). — *Les cinèses polliniques chez les Liliacées* (La Cellule, t. XVI, fasc. 2, 1899).
- Grégoire (V.). — *La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation* (La Cellule, t. XXI, fasc. 2, 1904).
- Grégoire (V.). — *Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes (premier mémoire)* (La Cellule, t. XXII, fasc. 2, 1905).
- Grégoire (V.). — *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'Allium)* (La Cellule, t. XXIII, fasc. 2, 1906).
- Grégoire (V.). — *La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux* (La Cellule, t. XXIV, fasc. 2, 1907).
- Grégoire (V.). — *Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique (second mémoire)* (La Cellule, t. XXVI, fasc. 2, 1910).

- Grégoire (V.) et Wygaerts (A.).** — *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques* (La Cellule, t. XXI, fasc. 1, 1904).
- Gregory.** — *Spore formation in Leptosporangiate Ferns* (Ann. of Bot., vol. LXXI, 1904).
- Guignard.** — *Sur la formation du pollen et la réduction chromatique dans le Naïas major* (C. R. Ac. Sc., janvier 1899).
- Guilliermond (A.)** — *Remarques sur la karyokinèse des Ascomycètes* (Ann. Mycol., 1905).
- Guilliermond (A.).** — *Aperçu sur l'évolution nucléaire des Ascomycètes et nouvelles observations sur les mitoses des asques* (Rev. gén. de bot., t. XXIII, p. 89, 1911).
- Guilliermond (A.).** — *Les progrès de la cytologie des Champignons* (Prog. rei bot., Bd. IV, p. 483, 1913).
- Häcker (V.).** — *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus* (Zool. Jahrb., t. V, 1892).
- Häcker (V.).** — *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger* (Ergeb. Fortschr. Zool., I, 1907).
- Hartmann.** — *Das System der Protozoen* (Arch. f. Protistenk., Bd. X, 1907).
- Hartmann et Nägler.** — *Entwicklung Studien über Amöben* (Arch. f. Protistenk., Bd. XV, 1909).
- Hoffmann (H.).** — *Zur Entwicklungsgeschichte von Endophyllum Semperivi* (Centrbl. f. Bakt., Abt. II, Bd. XXXII, 1912).
- Holden (R. J.) et Harper (R. A.).** — *Nuclear division and nuclear fusion in Coleosporium Sonchi-arvensis* (Trans. Wisc. Acad. Sc., vol. XIV, p. 63-77, 1903).
- Juel (H. O.).** — *Die Kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, H. 2, p. 361, 1898).
- Juel.** — *Beiträge zur Kenntniss der Tetradenteilung* (Jahrb. f. wiss. Bot. vol. XXXV, 1900).
- Karsten (G.).** — *Die Entwicklung der Zygoten von Spirogyra jugalis* Kltzg (Flora, Bd. XCIX, 1908).
- Kniep (H.).** — *Ueber das Auftreten von Basidien im einkernigen Mycel von Armillaria mellea Fl. Dan.* (Zeit. f. Bot., Bd. III, p. 529-554, 1911).
- Kniep (H.).** — *Beiträge zur Kenntniss der Hymenomyceten :*
 I. — *Die Entwicklungsgeschichte von Hypochnus terrestris nov. sp.*
 II. *Ueber die Herkunft der Kernpaare in Fruchtkörper von Coprinus nycthemerus Fr.* (Zeit. f. Bot., Bd. V, H. 8, p. 593-637, 1913).
- Körnicke.** — *Studien am Embryosack-Mutterzellen* (Sitzb. d. niederh. Ges., 1901).
- Kunkel.** — *The production of a promycelium by the acidospores of Cæoma nitens Burr.* (Bull. Torrey bot. Club., vol. XL, n° 7, p. 361-366, 1913).
- Kunkel.** — *Nuclear behavior in the promycelia of Cæoma nitens Burril and Puccinia Peckiana Howe* (The Americ. Journ. of Bot., vol. I, p. 37-47, 1914).
- Kurssanow (L. von).** — *Zur Sexualität der Rostpilze* (Zeits. f. Bot., Bd. II, H. 2, p. 81, 1910).

- Kurssanow (L. von).** — *Ueber die Teilung der Kerne bei Vaucheria*. Moskau, 1911.
- Kurssanow (L. von).** — *Ueber Befruchtung, Reifung und Keimung bei Zygnema* (Flora, Bd. CIV, 1911).
- Lagerberg.** — *Ueber die präsynaptische und synaptische Entwicklung der Kerne in den Embryosackmutterzellen von Adoxa moschatellina* (Bot. Stud. Kjellmann, Uppsala, 1906).
- Levine (M.)** — *Studies in the Cytology of the Hymenomycetes, especially the Boleti* (Bull. of the Torrey Bot. Club, vol. XL, p. 131, 1913).
- Lewis.** — *The behaviour of the chromosomes in Pinus and Thuya* (Ann. of Bot., vol. XXII, 1908).
- Lundegardh.** — *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger dicotylen Pflanzen* (Svensk Bot. Tidskrift, t. III, 1909).
- Maire (R.).** — *Sur les phénomènes cytologiques précédant et accompagnant la formation de la téleutospore chez le Puccinia Liliacearum Duby* (C. R. Ac. Sc., t. CXXIX, p. 839, 1899).
- Maire (R.)¹.** — *L'évolution nucléaire chez les Endophyllum* (Journ. de bot., t. XIV, p. 80, 1900).
- Maire (R.)².** — *L'évolution nucléaire chez les Urédinées et la sexualité*. (Actes du Congrès intern. de Bot. de Paris, p. 135-150, 1900, publié en 1901).
- Maire (R.).** — *Nouvelles recherches sur la cytologie des Hyménomycètes* (C. R. Ac. Sc., 1^{er} avril 1901).
- Maire (R.).** — *Recherches cytologiques et taxonomiques sur les Basidiomycètes* (Thèse Paris, 1902, et Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXVIII, 1902).
- Maire (R.)¹.** — *La mitose hétérotypique chez les Ascomycètes* (C. R. Ac. Sc., 3 avril 1905).
- Maire (R.)².** — *La mitose hétérotypique et la signification des protochromosomes chez les Basidiomycètes* (C. R. Soc. Biol., 11 avril 1905).
- Maire (R.).** — *La Biologie des Urédinales (Etat actuel de la question)* (Progr. Rei bot., p. 109, 1911).
- Maire (R.).** — *Analyse d'un article de Pavillard intitulé : Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Myc. Centrbl., 1912).
- Massee (G.).** — *On the presence of sexual organs in the æcidium* (Ann. of Bot., t. II, p. 47-50, 1888).
- Meves.** — *Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa* (Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1896).
- Meyen (F. J. F.).** — *Pflanzenpathologie und Pflanzenteratologie*. Berlin, 1841.
- Miyake.** — *Ueber Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen* (Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).
- Montgomery (Th.).** — *The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance* (Biol. Bull., vol. IV, 1903).
- Moreau (F.)¹.** — *Etude histologique de la bulbillose des lames chez un Agaric* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 341-344, 1913).

- Moreau (F.)**². — *Recherches sur la reproduction des Mucorinées et de quelques autres Thallophytes* (Thèse Paris, 1913, et Le Botaniste, série XIII, 1913).
- Moreau (F.)**. — *Sur le développement du périthèce chez une Hypocréale, le Peckiiella lateritia (Fr.) Maire* (Bull. Soc. bot. Fr., p. 160-164, 1914).
- Moreau (F.) et Moreau (M^{me} F.)**. — *Les corpuscules métachromatiques et la phagocytose* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 170-173, 1913).
- Moreau (M^{me} F.)**. — *Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée* (Bull. Soc. Mycol. de Fr., t. XXVII, p. 489-493, 1911).
- Moreau (M^{me} F.)**¹. — *Le centrosome chez les Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXIX, p. 242-243, 1913).
- Moreau (M^{me} F.)**². — *Les phénomènes de la karyokinèse chez les Urédinées* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 138-141, 13 mars 1913).
- Moreau (M^{me} F.)**¹. — *La mitose hétérotypique chez les Urédinées* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 70-74, 9 janvier 1914).
- Moreau (M^{me} F.)**². — *La mitose homéotypique chez le Coleosporium Senecionis Pers.* (Bull. Soc. bot. de Fr., p. 4-5, 13 février 1914).
- Moreau (M^{me} F.)**³. — *Sur le prétendu trichogyne des Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXX, p. 368-372, 2 avril 1914).
- Moreau (M^{me} F.)**⁴. — *Les mitochondries chez les Urédinées* (C. R. Soc. Biol., t. LXXVI, p. 421, séance du 14 mars 1914).
- Mottier**. — *The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells* (Bot. Gaz., vol. XL, 1905).
- Mottier**. — *The development of the heterotypic chromosomes in pollen mother-cells* (Ann. of Bot., vol. XXI, 1907).
- Mottier**. — *On the prophase of the heterotypic mitosis in the embryo-sac mother-cell of Lilium* (Ann. of Bot., vol. XXIII, 1909).
- Nichols (G.)**. — *The nature and origin of the binucleate cells in some Basidiomycetes* (Trans. of the Wisc. Ac. of Sc., 1904).
- Olive (E. W.)**¹. — *Sexual cell fusions and vegetative nuclear divisions in the Rusts* (Ann. of Bot., vol. XXII, July 1908).
- Olive (E. W.)**². — *The relation of « conjugation » and « nuclear migration » in the rusts. The relationships of the æcidium-cup type of rust* (Science, vol. XXVII, p. 213, 1908).
- Olive (E. W.)**. — *Intermingling of perennial sporophytic and gametophytic generations in Puccinia Podophylli, P. obtogens and Uromyces Glycyrrhizæ* (Ann. Mycol., Bd. XI, n° 4, 1913).
- Overton**. — *Ueber Reduktionstheilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen* (Jahrb. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).
- Overton**. — *On the organization of the nuclei in the pollen mother-cells of certain plants, with especial reference to the permanence of the chromosomes* (Ann. of Bot., vol. XXIII, 1909).
- Pavillard**. — *Remarques sur l'évolution des Urédinées* (Bull. Soc. Myc. de Fr., t. XXVIII, 1912).
- Pavolini (A. F.)**. — *Sullo sviluppo dell'ecidio nell' Uromyces Dactylidis Otth* (Bull. Soc. Bot. Ital., p. 83, 1910).

- Pavolini (A. F.).** — *L'ecidio della Puccinia fusca Relhan.* (Bull. Soc. Bot. Ital., p. 90, 1912).
- Poirault (G.) et Raciborski (M.)** — *Sur les noyaux des Urédinées* (Journ. de Bot., t. IX, p. 318, 1895).
- Ramsbottom (J.).** — *Some recent work on the cytology of fungus reproduction. I.* (Mycol. Centrbl, Bd. I, H. 9, p. 259-267, 1912).
- Richards (H. M.).** — *On some points in the development of the æcidia* (Proc. of the Americ. Acad., vol. XXXI, p. 255-270, 1896).
- Rosen (F.).** — *Studien über die Kerne und die Membranbildung bei Myxomyceten und Pilzen* (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., 1892).
- Rosenberg.** — *Zur Kenntniss der Reduktionsteilung in Pflanzen* (Botaniska Notiser, 1905).
- Rosenberg.** — *Zur Kenntniss der präsynaptischen Entwicklungsphasen der Reduktionsteilung* (Sv. Bot. Tidsk., 1907).
- Rosenberg.** — *Cytological studies on the apogamy in Hieracium* (Sv. Bot. Tidsk., 1908).
- Rosenberg.** — *Zur Kenntniss von den Tetradenteilungen der Compositen* (Sv. Bot. Tidsk., 1909).
- Rückert (J.).** — *Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclops Eies* (Arch. f. microsc. Anat., Bd. XLV, 1895).
- Sappin-Trouffy (P.)** ¹. — *Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées* (Le Botaniste, sér. V, p. 32, 1896).
- Sappin-Trouffy (P.)** ². — *Recherches histologiques sur la famille des Urédinées* (Le Botaniste, sér. V, p. 59, 1896, et Thèse Paris, 1896).
- Sargant (Miss).** — *The formation of the sexual nuclei in Lilium Martagon.*
I. Oogenesis (Ann. of Bot., vol. X, 1896);
II. Spermatogenesis (Ann. of Bot., vol. XI, 1897).
- Schaffner.** — *Contribution to the life-history of Lilium philadelphicum* (Bot. Gaz., 1897).
- Schaffner.** — *Chromosome reduction in the microsporocytes of Lilium tigrinum* (Bot. Gaz., vol. XLI, 1906).
- Schaffner.** — *The reduction division in the microsporocytes of Agave virginica* (Bot. Gaz., vol. XLVII, 1909).
- Schaudinn.** — *Ueber die Teilung von Amæba binucleata* (Sitzber. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, n° 6, p. 130, 1895).
- Schikorra.** — *Ueber die Entwicklungsgeschichte von Monascus* (Zeitschr. f. Bot., t. I, 1909).
- Schmitz (F.).** — *Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen* (Niederrhein., Gesellsch. für Natur- und Heilkunde in Bonn, 1879).
- Schniewind-Thies (von).** — *Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen.* Jena 1901.
- Schreiner (A et K.).** — *Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein*

- Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion* (Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904).
- Stevens (F. L.).** — *The compound oosphere of Albugo Bliti* (Bot. Gaz., vol. XXVIII, n^r 3, 1899).
- Strasburger (E.).** — *Ueber Reduktionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner in Pflanzenreich* (Hist. Beitr., Bd. VI, Jena, 1900).
- Strasburger (E.)** ¹. — *Typische und allotypische Kernteilung* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905).
- Strasburger (E.)** ². — *Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich* Jena, 1905.
- Strasburger (E.).** — *Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIV, 1907).
- Strasburger (E.).** — *Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908).
- Strasburger (E.).** — *Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung*. Jena, 1909.
- Tieghem (Ph. Van).** — *Traité de botanique*, 1891.
- Tröndle (A.).** — *Ueber die Reduktionsteilung in den Zygoten von Spirogyra und über die Bedeutung der Synapsis* (Zeit. f. Bot., t. III, p. 593, 1911).
- Tulasne (L. R.).** — *Noté sur l'appareil reproducteur dans les Lichens et les Champignons* (2^e partie) (C. R. Ac. Sc., t. XXXII, 1851).
- Tulasne (L. R.).** — *Second mémoire sur les Urédinées et les Ustilaginées* (Ann. Sc. Nat. Bot., 2^e série, t. IV, p. 77, 1854).
- Unger (Fr.).** — *Die Exantheme der Pflanzen*. Wien, 1833.
- Vuillemin (P.).** — *Analyse de deux mémoires de Sappin-Trouffy* (Année biologique, t. II, p. 115, 1896).
- Vuillemin (P.).** — *Revue annuelle de Mycologie* (Rev. gén. des Sc., 1910).
- Vuillemin (P.).** — *L'évolution sexuelle chez les Champignons* (Rev. gén. des Sc., 30 mars 1912).
- Vuillemin (P.).** — *Analyse d'un article de Moreau (M^{me} F.) : « Sur l'existence d'une forme écidienne uninucléée »* (Bot. Cent., Bd. CXX, p. 572, 1912).
- Wager (H.).** — *Chromosome reduction in the Hymenomycetes* (Report Brit. Assoc. Adm. Sc. Sheffield, 1911).
- Werth (E.) et Ludwigs (K.).** — *Zur Sporenbildung bei Rost- und Brandpilzen* (Ber. d. d. bot. Ges., Bd. XXX, p. 522-528, 1912).
- Winiwarter (von).** — *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères* (Arch. de Biol., t. XVII, 1900).
- Wittrock (V. B.)** ¹. — *Om Binuclearia ett nytt Confervacée slägte* (K. Svensk. Vet. Akad. Bihang, Bd. XII, 1887).
- Wittrock (V. B.)** ². — *Ueber Binuclearia eine neue Confervaceen-Gattung* (Bot. Centrbl., Bd. I, p. 60 et 89, 1887).

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
Introduction.	3

PREMIÈRE PARTIE

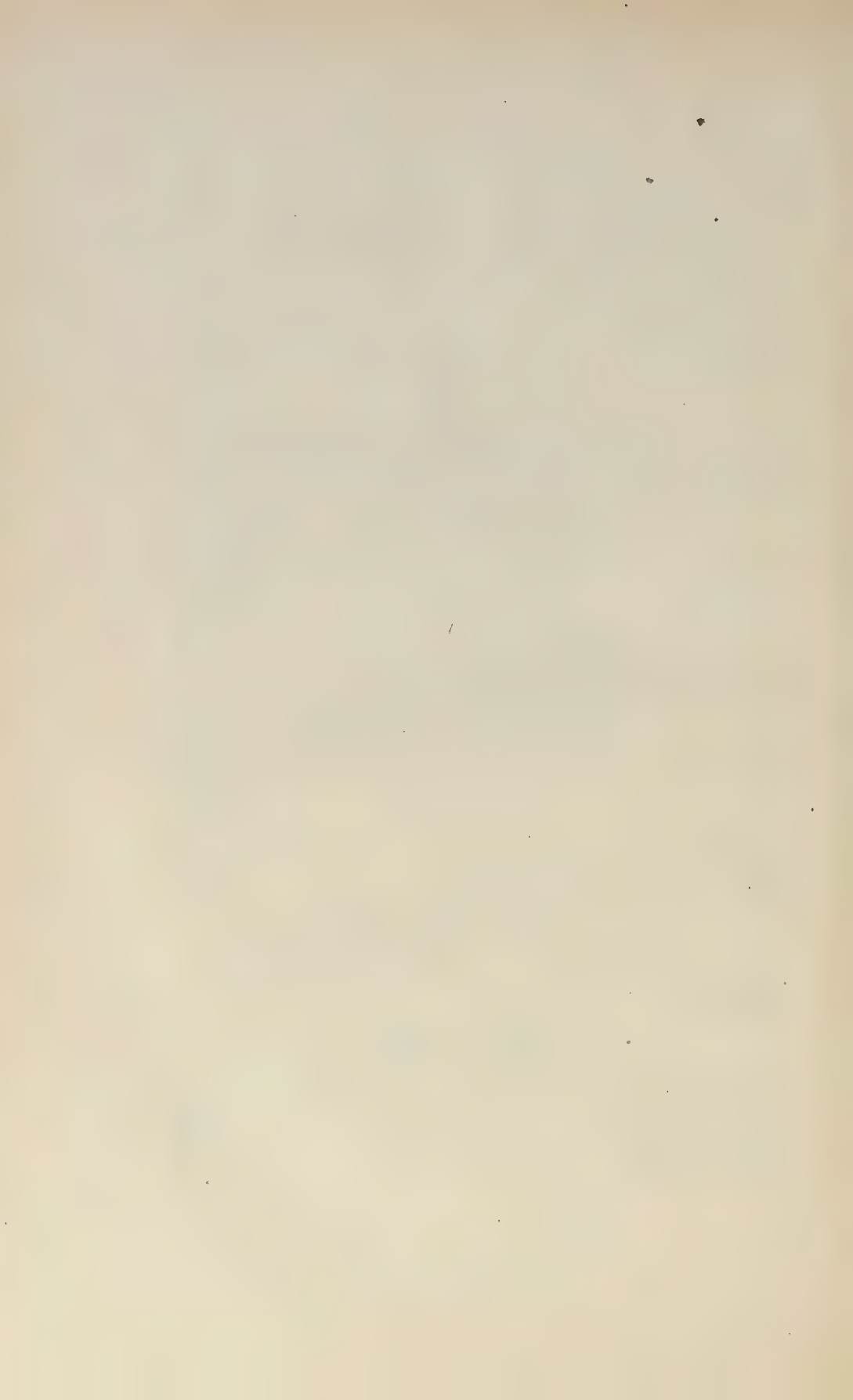
LA CYTOGAMIE ET LA DUPLICATION DES NOYAUX.	11
CHAPITRE I. — L'origine du tronçon binucléé à la base de l'écidie.	18
§ 1. <i>Phragmidium subcorticium</i> (Schränk) Winter.	
Développement du cœoma.	20
§ 2. <i>Puccinia Violæ</i> (Schum.) D. C. Développement de l'écidie.	26
§ 3. <i>Endophyllum Euphorbiæ</i> (D. C.) Winter var. <i>uninuclatum</i> . Développement d'une forme écidienne uninucléée.	35
CHAPITRE II. — L'origine du tronçon binucléé chez les Urédinées dépourvues d'écidies.	47
§ 1. <i>Puccinia Malvacearum</i> Mont.	48
§ 2. <i>Puccinia Buxi</i> D. C.	49
§ 3. <i>Uromyces Ficariæ</i> (Schum.) Winter.	54
§ 4. <i>Uromyces Scillarum</i> (Grev.) Winter.	52
CHAPITRE III. — La signification sexuelle de la cytogamie.	55

DEUXIÈME PARTIE

LA KARYOGAMIE ET LA RÉDUCTION CHROMATIQUE.	65
Division végétative.	69
Mitoses réductrices. Réduction chromatique.	75
§ 1. <i>Coleosporium Senecionis</i> (Pers.) Fr.	75
§ 2. <i>Coleosporium Melampyri</i> (Rebent.) Klebahn et <i>C. Sonchi</i> (Pers.) Lév.	100
Conclusions relatives à la réduction chromatique chez les Urédinées.	103

TROISIÈME PARTIE

LA QUESTION DES SPERMATIES ET L'ÉVOLUTION DE LA SEXUALITÉ CHEZ LES URÉDINÉES	111
Résumé et conclusions.	121
Index bibliographique.	135
Table des matières.	143



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1° Zoologie et physiologie générale. — L'amphimixie.

2° Minéralogie. — Gîtes argentifères.

Vu et approuvé, Paris, le 4 novembre 1914.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Paul APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

PLANCHE I

Phragmidium subcorticium (Schrank) Winter.

Etude de la duplication des noyaux ; développement du cœoma.

FIG. 1. — Premiers débuts du développement du cœoma (gr. : 800).

FIG. 2. — Les cellules basales détachent chacune une cellule stérile à leur extrémité supérieure (gr. : 1200).

FIG. 3. — Formation de chaînes de cellules stériles entre deux cellules épidermiques (gr. : 1000).

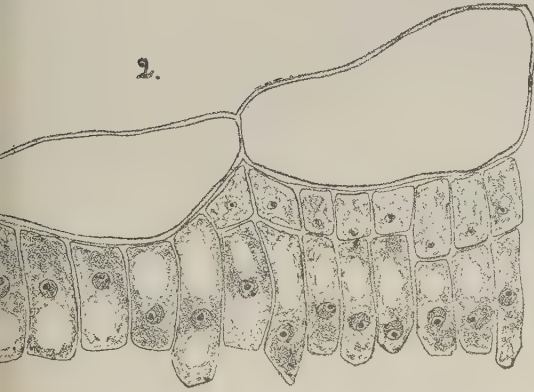
FIG. 4. — Préécide (gr. : 1000).

FIG. 5. — Duplication des noyaux à la base du cœoma (gr. : 2000).

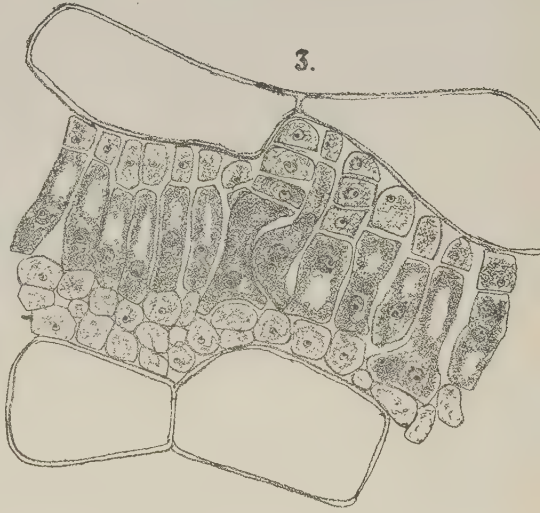
1.



2.



3.



4.



5.



PLANCHE II

Phragmidium subcorticium (Schränk) Winter (gr. : 1700) (*Suite*).

FIG. 1. — Début de fusion de deux cellules basales.

FIG. 2. — La partie supérieure de la cloison mitoyenne a disparu.

FIG. 3-5. — Stades plus avancés de la fusion.

FIG. 6. — La cloison mitoyenne a complètement disparu.

FIG. 7. — Fusion de deux cellules basales dont une seule a détaché une cellule stérile.

FIG. 8, 9. — Fusions de deux cellules superposées.

FIG. 10. — Fusion d'une cellule basale et d'une cellule sous-jacente quelconque.

FIG. 11-14. — Vestiges de fusions cellulaires ; formation de la première cellule-mère d'écidiospore.

FIG. 15. — Vestiges de fusions cellulaires ; séparation de la première écidiospore et de sa cellule intercalaire.

FIG. 16. — Triple fusion cellulaire et cellule-mère trinuéclée.

FIG. 17. — Les deux modes de formation de cellules binuéclées réalisés dans deux cellules basales voisines.

FIG. 18. — Portion de sore encore jeune.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



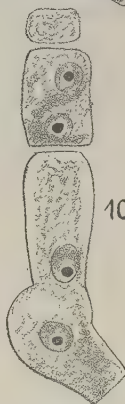
7.



8.



9.



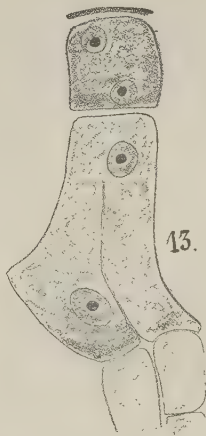
10.



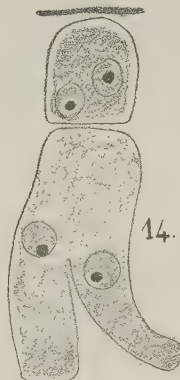
11.



12.



13.



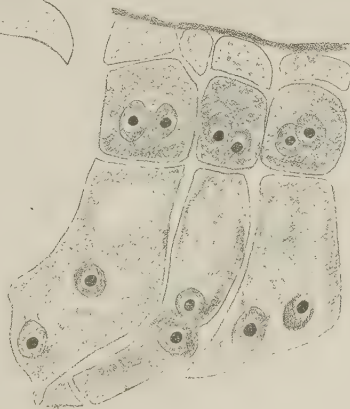
14.



15.



16.



17.



18.

PLANCHE III

Puccinia Violæ (Schum.) D. C. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux : développement de l'écidie.

FIG. 1. — Premier stade de la formation de l'écidie : différenciation du stroma sous-épidermique en deux portions, une portion supérieure stérile, une portion inférieure fertile.

FIG. 2. — Stade plus avancé ; les cellules supérieures de la région fertile s'allongent ; quelques-unes détachent des cellules stériles à leur extrémité supérieure.

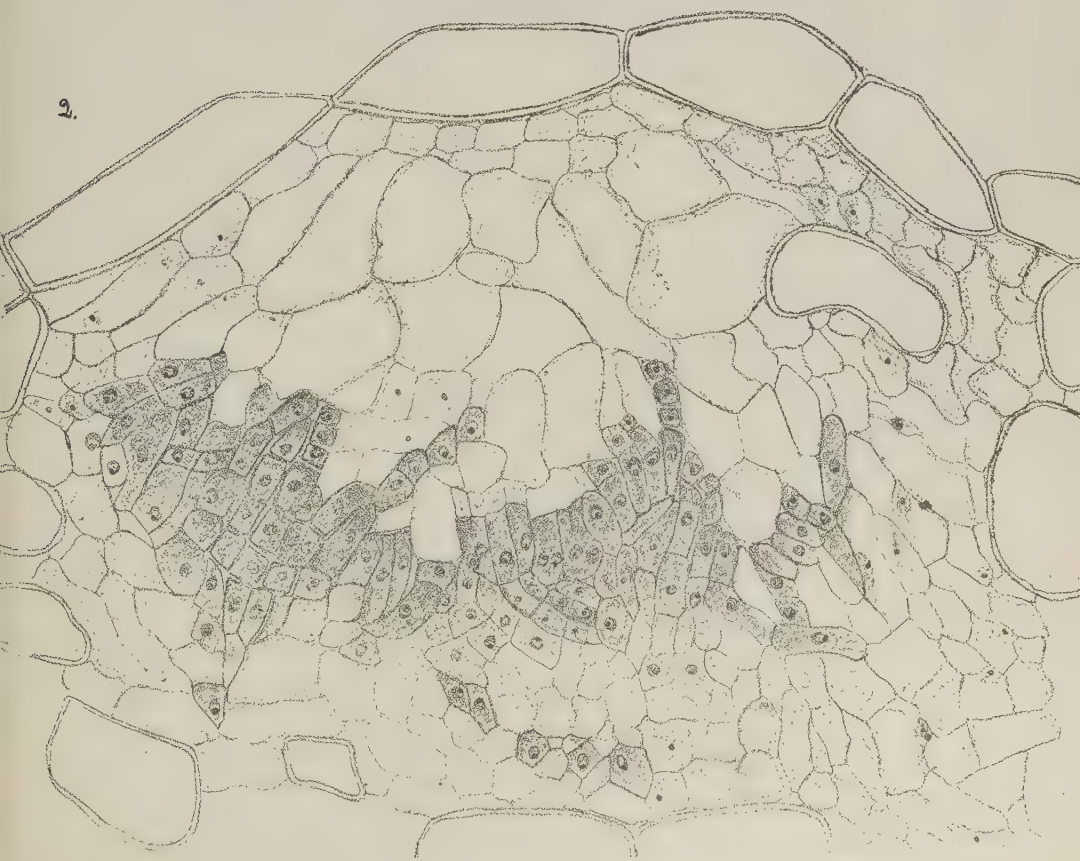
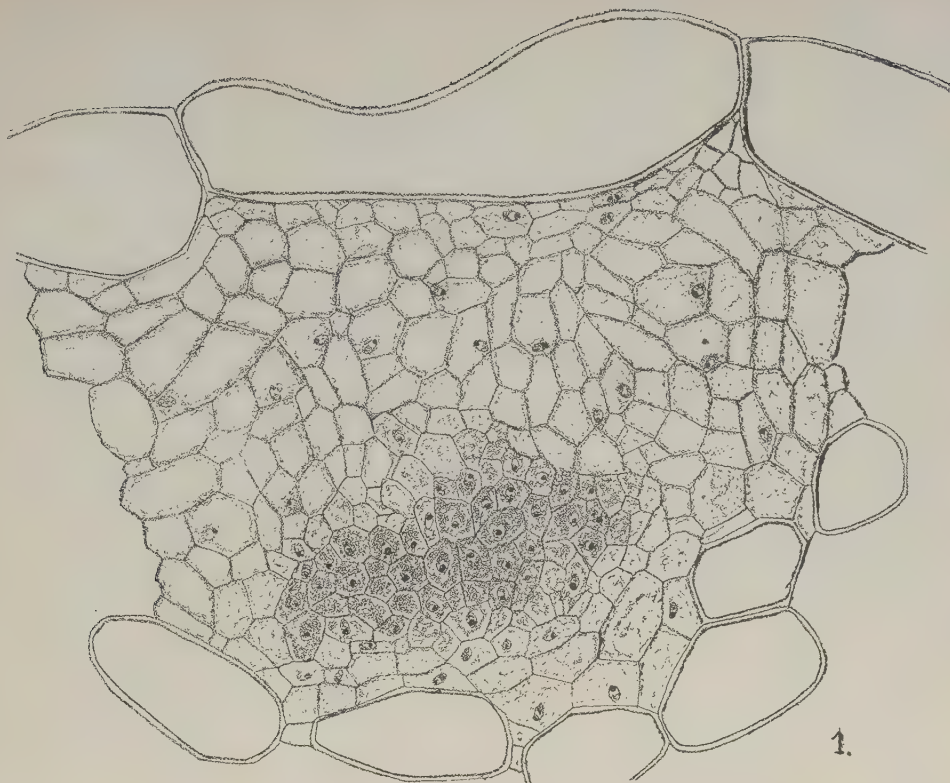


PLANCHE IV

Puccinia Violæ (Schum.) D. C. (*Suite*).

FIG. 1, 2. — Formations de cellules stériles (gr. : 800).

FIG. 3. — Une couche de cellules stériles surmonte la couche de cellules basales ; deux d'entre ces dernières sont fusionnées (gr. : 2000).

FIG. 4-9. — Fusions de deux cellules basales (gr. : 2000).

FIG. 10-12. — Vestiges de fusion cellulaire à la base de jeunes files écidienues (fig. 10, gr. : 800 ; fig. 11, 12, gr. : 1000).

FIG. 13. — Formation de la partie supérieure du pseudo-péridium (gr. : 800).

FIG. 14. — Formation de la partie latérale du pseudo-péridium (gr. : 800).

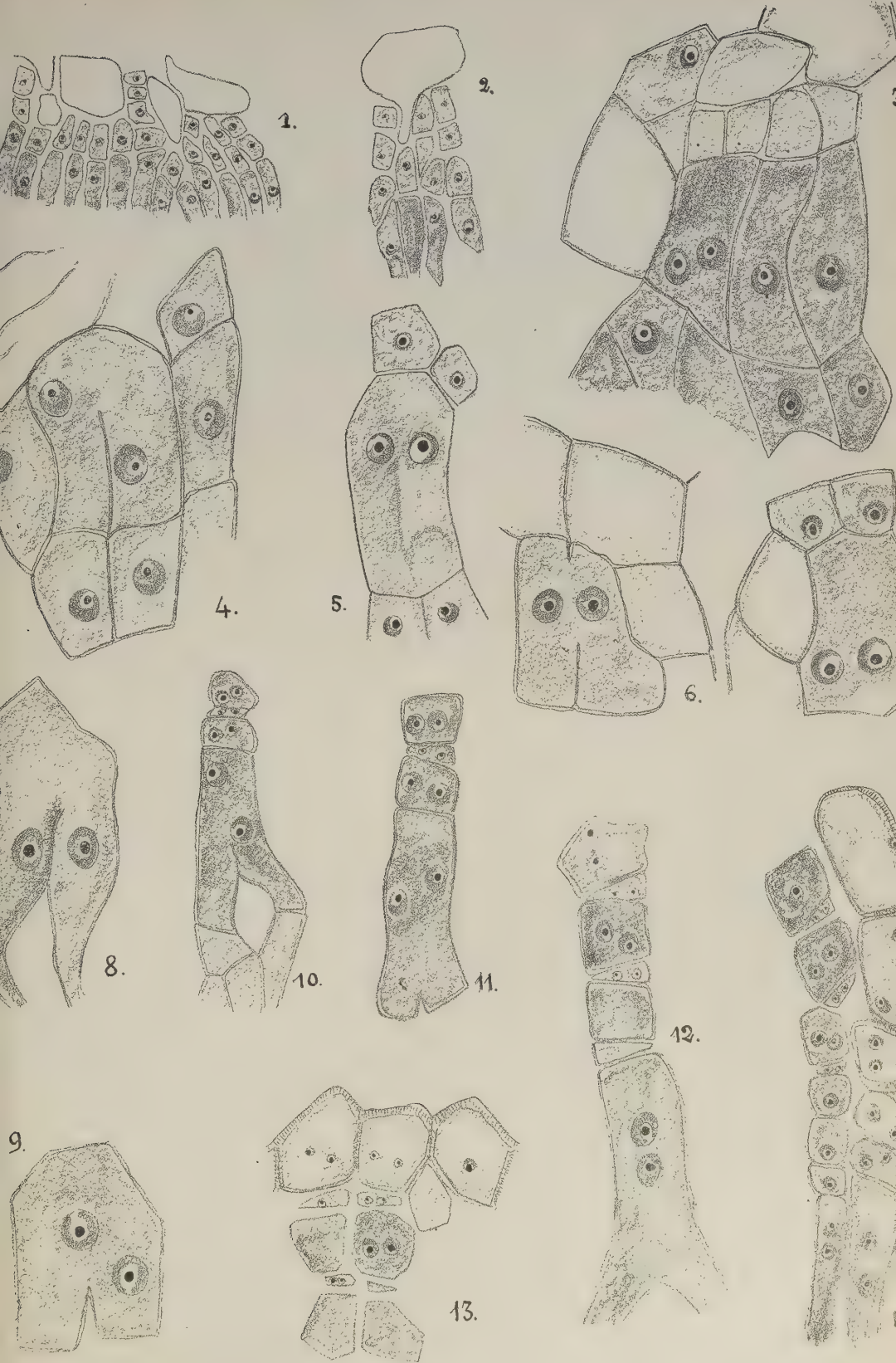


PLANCHE V

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (gr. : 800).

Etude d'une forme écidienne uninucléée.

FIG. 1. — Premiers débuts de la formation de l'écidie.

FIG. 2. — Stade plus avancé.

/



PLANCHE VI

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (gr. : 800) (*Suite*).

FIG. 1. — Les cellules supérieures de la couche profonde, fertile, s'allongent sans se fusionner.

FIG. 2. — Formation des premières cellules-mères d'écidiospores uninucléées.

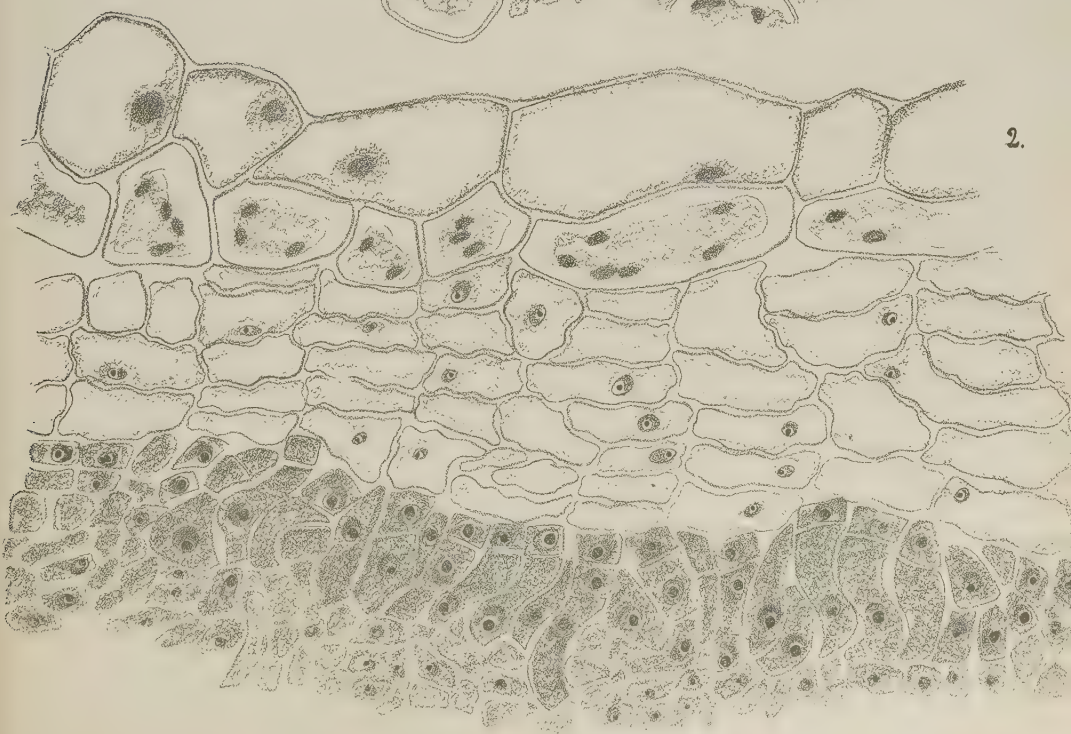
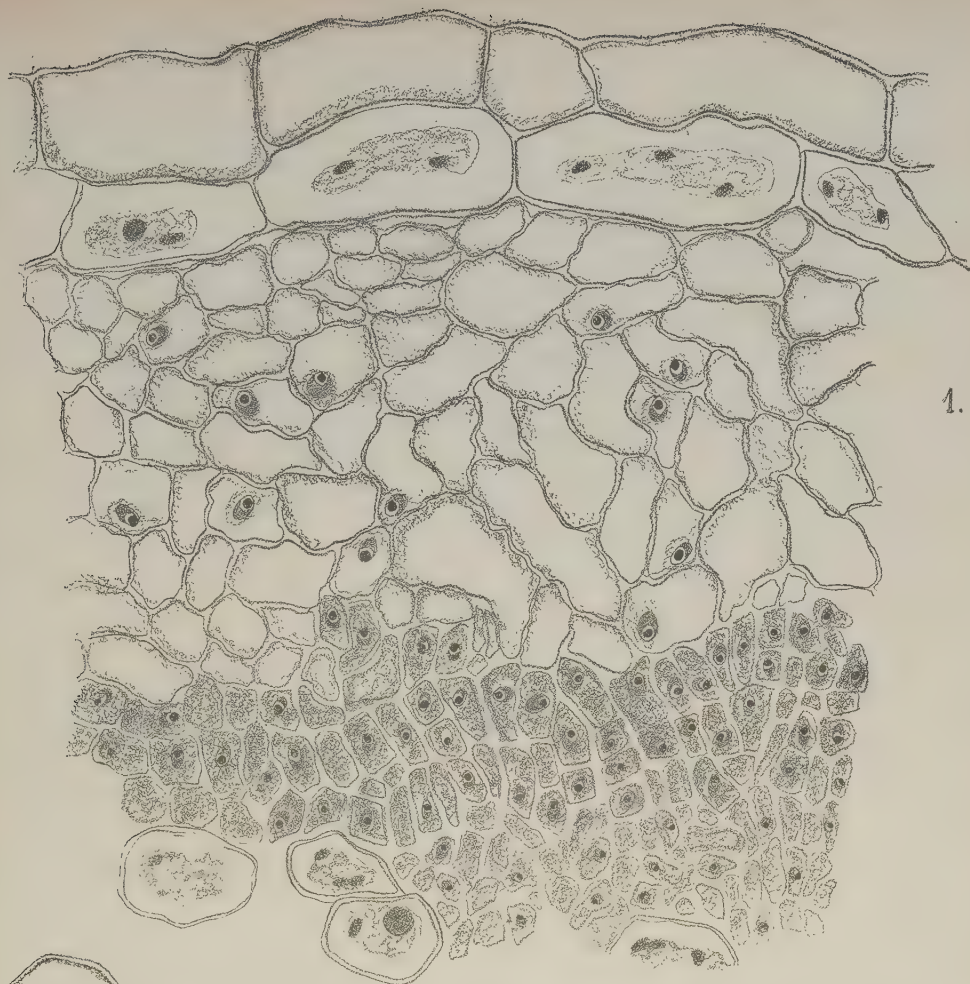


PLANCHE VII

Endophyllum Euphorbiæ (D. C.) Winter var. *uninucleatum* (Suite).

- FIG. 4. — Portion de sore développé, aux cellules uninucléées (gr. : 800).
FIG. 2. — Portion de pseudo-péridium (gr. : 800).
FIG. 3-5. — Mitoses dans les cellules-mères d'écidiospores (gr. : 1600).
FIG. 6. — Mitose dans une cellule basale (gr. : 1600).
FIG. 7. — Mycélium uninucléé à la base d'un sore âgé (gr. : 800).
FIG. 8. — Ecidiospores libres, uninucléées (gr. : 800).
FIG. 9. — Ecidiospores mûres (gr. : 800).
FIG. 10-15. — Germinations d'écidiospores.
-

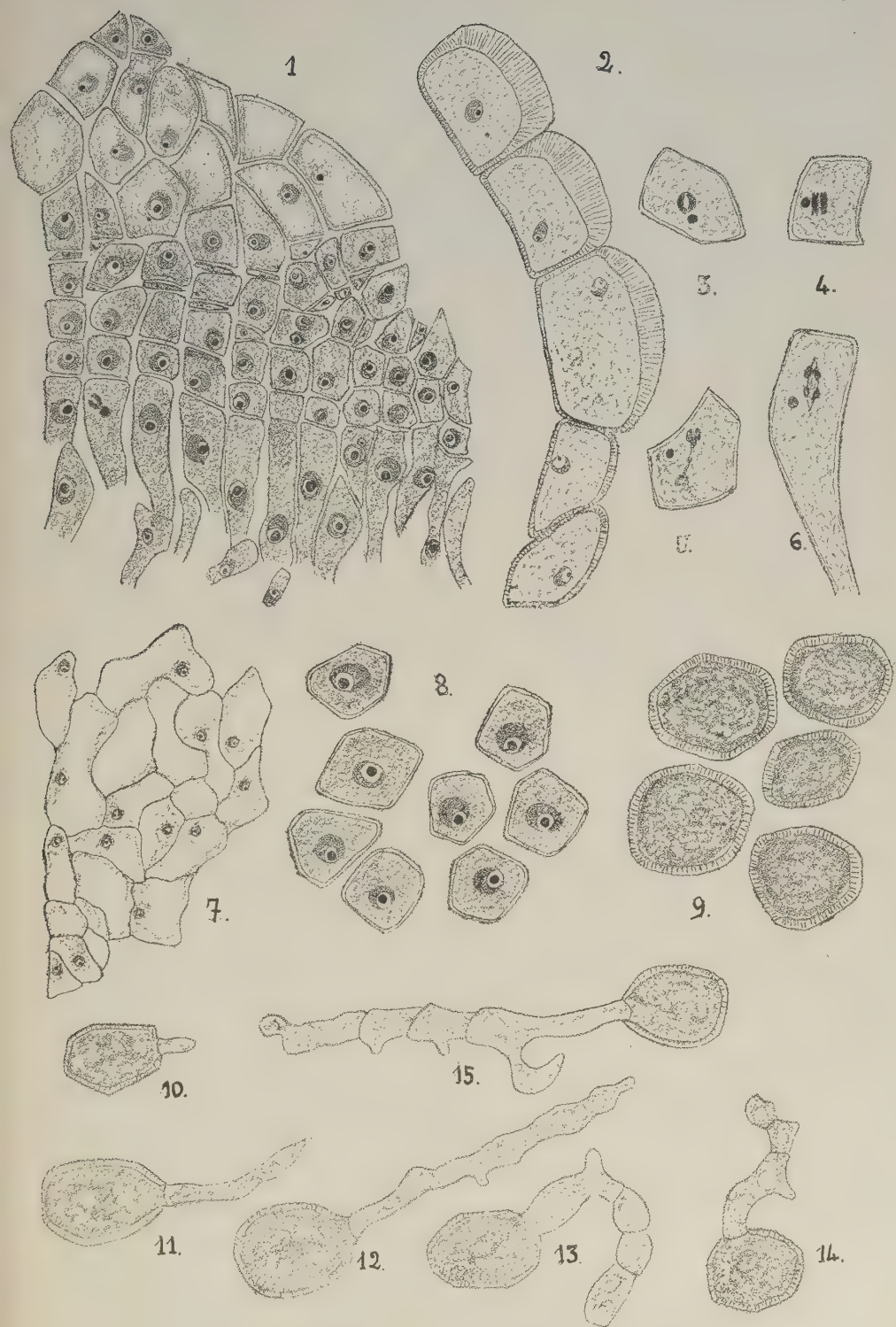


PLANCHE VIII

Puccinia Malvacearum Mont. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

FIG. 1. — Cellules superficielles allongées d'un jeune téléotosore au moment de la duplication des noyaux.

FIG. 2-9. — Cytogamies.

FIG. 7-9. — Formation de chaînes de cellules binucléées.

Puccinia Buxi D. C. (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

FIG. 10. — Mycélium intercellulaire uninucléé et suçoirs.

FIG. 11. — Cellules superficielles allongées d'un jeune téléotosore au moment de la duplication des noyaux.

FIG. 12-15. — Cytogamies.

FIG. 16. — Formation d'une chaîne de cellules binucléées.

FIG. 17. — Mitose dans une cellule-mère de téléotospore.

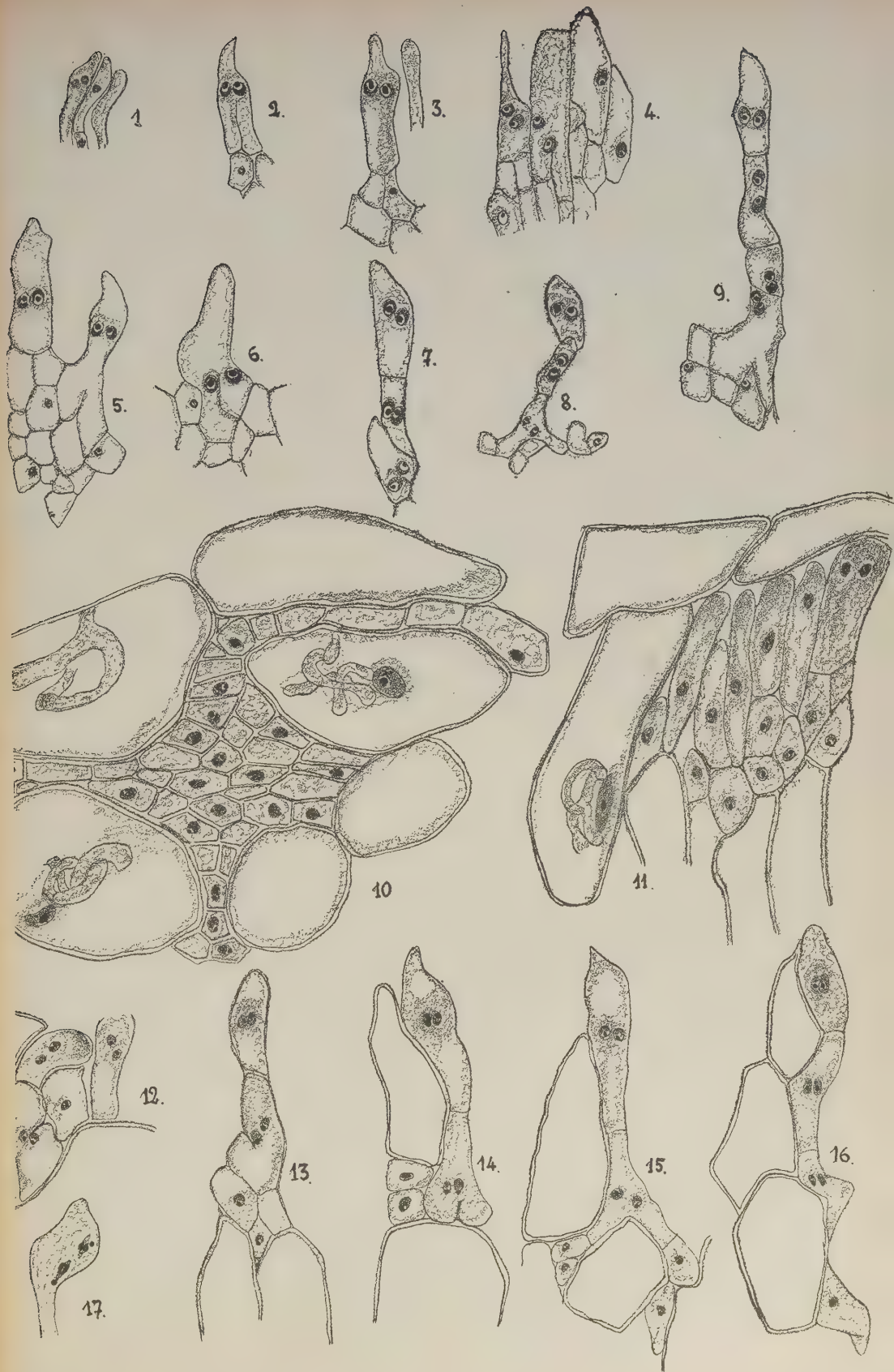


PLANCHE IX

Uromyces Ficariæ (Schum.) Winter (gr. : 800).

Etude de la duplication des noyaux.

FIG. 1. — Mycélium intercellulaire uninucléé et suçoir.

FIG. 2-4. — Cytogamies.

FIG. 5. — Naissance de deux téléospores sur une même cellule binucléée.

FIG. 6. — Mycélium binucléé au voisinage des téléospores.

/

Uromyces Scillarum (Grev.) Winter (gr. : 800).

FIG. 7-9. — Mycélium binucléé intercellulaire.

FIG. 10. — Début de la formation d'un téléosore.

FIG. 11. — Stade plus avancé.

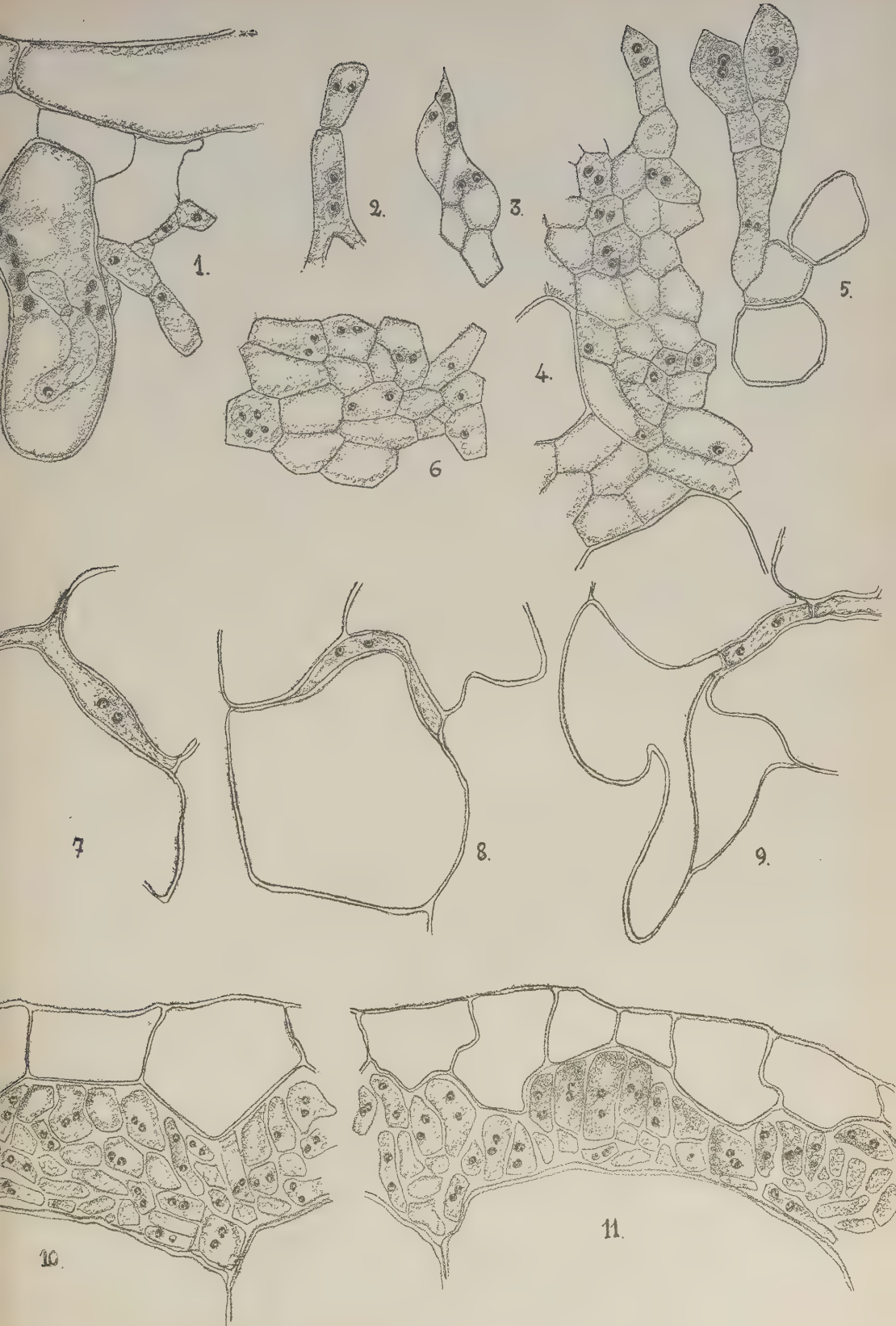


PLANCHE X

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries.

I. Mitose somatique.

FIG. 1. — Jeunes cellules basales de la seconde forme écidienne (gr. : 800).

FIG. 2. — *Id.* Noyaux au repos. (gr : 1300).

FIG. 3-11. — Mitoses somatiques (division conjuguée) dans les cellules basales (gr. : 1300).

FIG. 12-16. — *Id.* dans les cellules-mères des écidiospores (gr. : 1300).

FIG. 17. — Formation d'une chaîne écidienne (gr. : 800).

II. Etude de la téléutospore.

FIG. 18. — Jeune téléutospore binucléée (gr. : 800).

FIG. 19. — Les deux noyaux sont au contact (gr. : 800).

FIG. 20. — Téléutospore avec noyau de fusion (gr. : 800).

FIG. 21-23 — Stades successifs de la formation du promycélium interne (gr. : 800).

FIG. 24. — Un noyau de jeune téléutospore avant la fusion (gr. : 3000).

FIG. 25. — Fusion des deux noyaux dans la téléutospore (gr. : 3000).

FIG. 26. — Noyau de fusion (gr. : 3000).

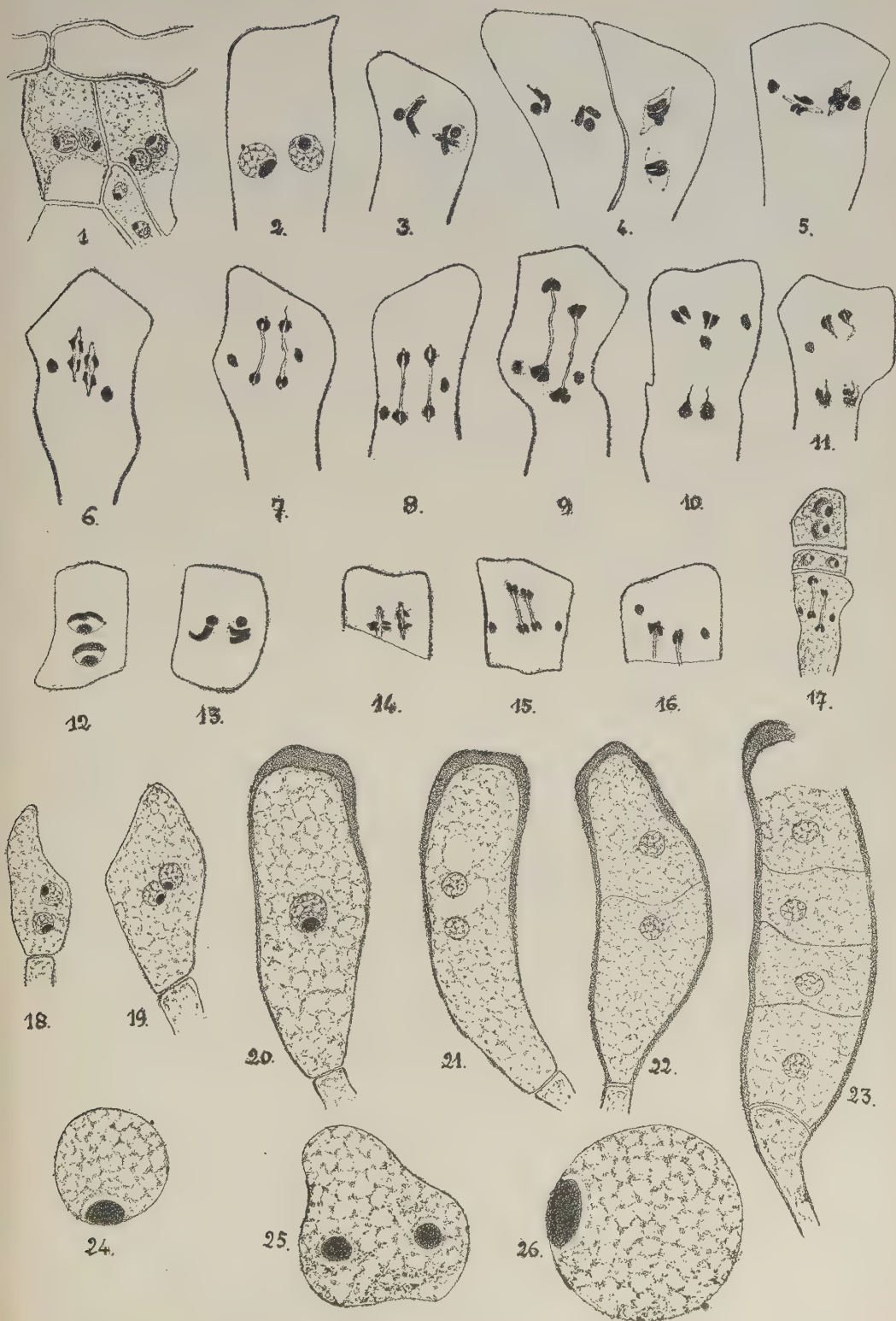


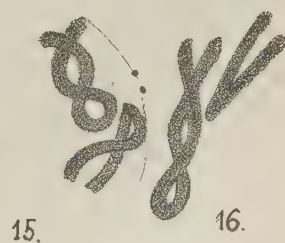
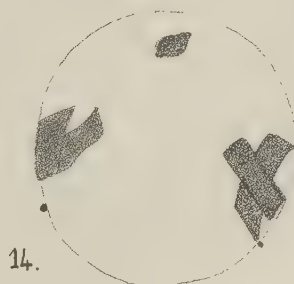
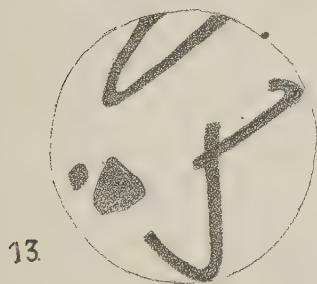
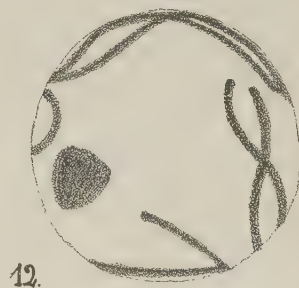
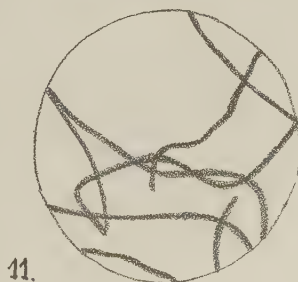
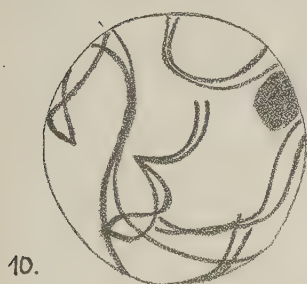
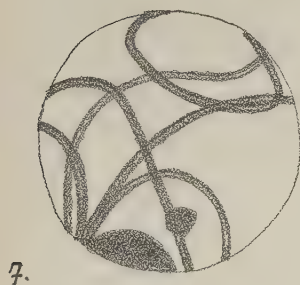
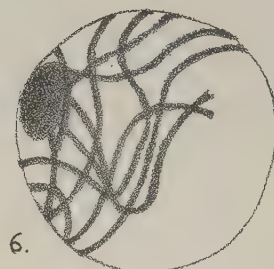
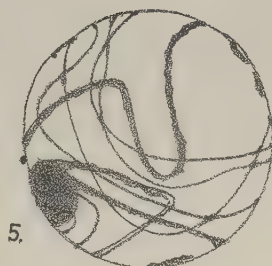
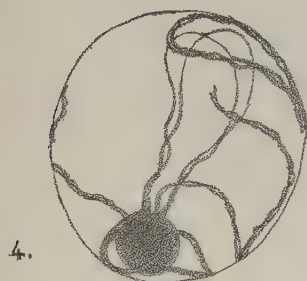
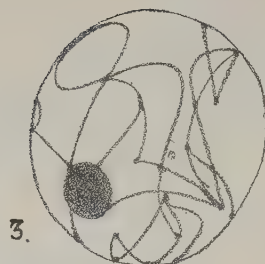
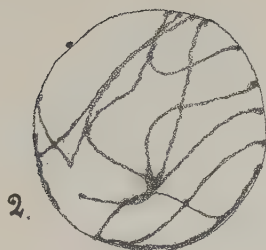
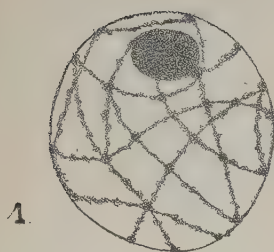
PLANCHE XI

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 3000).

Étude de la réduction chromatique.

Prophase de la première mitose du noyau de fusion.

- FIG. 1. — Transformation du réseau nucléaire en filaments minces.
FIG. 2, 3. — Noyaux à filaments minces (noyaux leptotènes).
FIG. 4, 5. — Noyaux à filaments minces appariés (noyaux zygotènes).
FIG. 6. — Spirème épais (noyau pachytène).
FIG. 7. — Déroulement du spirème épais.
FIG. 8, 9. — Commencement du dédoublement longitudinal du spirème épais.
FIG. 10. — Spirème dédoublé (noyau strepsitène).
FIG. 11-13. — Stades successifs de la formation des chromosomes définitifs.
FIG. 14-16. — Chromosomes définitifs (diacinèse).
-



16.

PLANCHE XII

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 2400) (Suite).

Première mitose du noyau de fusion depuis la formation des chromosomes définitifs jusqu'à la télophase.

FIG. 1, 2. — Chromosomes définitifs (diacinèse).

FIG. 3-9. — Métaphase.

FIG. 10-29. — Anaphase.

FIG. 30. — Un pôle du fuseau à la fin de l'anaphase.

FIG. 31-35. — Télophase.



PLANCHE XIII

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries (gr. : 2400) (Suite).

Intercinèse et seconde cinèse du noyau de fusion.

FIG. 1, 2. — Achèvement de la télophase de la première mitose.

FIG. 3, 4. — Noyaux résultant de la première division.

FIG. 5, 6. — Transformation du réseau en spirème (commencement de la seconde division).

FIG. 7, 8. — Le spirème se place sur le fuseau.

FIG. 9-15. — Métaphase de la seconde division.

FIG. 16-19. — Anaphase.

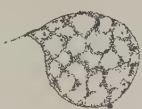
FIG. 20-22. — Télophase.

Coleosporium Melampyri (Rebent.) Klebahn (gr. : 3000).

FIG. 23-28. — Prophase de la première mitose depuis le réseau jusqu'au spirème épais.



1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.



8.



9.



10.



11.



12.



13.



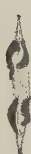
14.



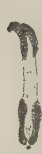
15.



16.



17.



18.



19.



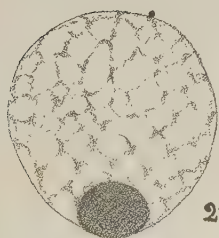
20.



21.



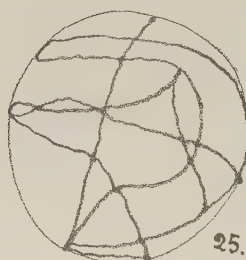
22.



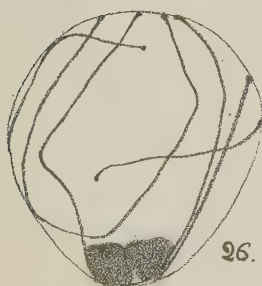
23.



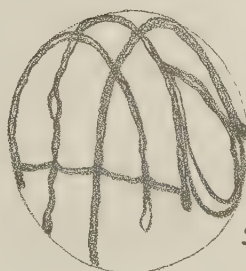
24.



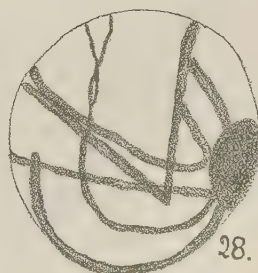
25.



26.



27.



28.

PLANCHE XIV

Coleosporium Sonchi (Pers.) Lév. (gr. : 3000).

FIG. 1-10. — Première mitose du noyau de fusion depuis le spirème épais jusqu'à la télophase.

Coleosporium Senecionis (Pers.) Fries.

Chondriome.

FIG. 11. — Mitochondries et chondriocontes dans le mycélium sous-écidien.

FIG. 12-14. — Chondriome des écidiospores (seconde forme écidienne) (gr. : 800).

Puccinia Malvacearum. Mont.

Chondriome.

FIG. 15. — Chondriome dans le mycélium au-dessous d'un téléutosore.

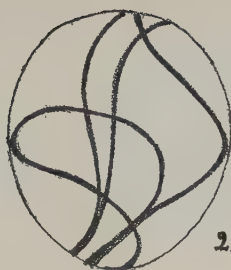
FIG. 16. — Chondriome dans une jeune téléutospore (gr. : 800).

FIG. 17. — Chondriome dans un pédicelle de téléutospore.

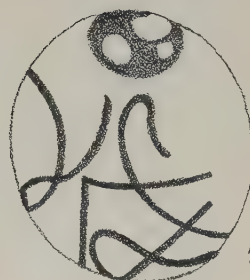
FIG. 18. — Mitochondries dans des téléutospores âgées coupées transversalement (gr. : 800).



1



2



3



4



5



6



7



8



9



10



11



12



13



14



15



16



17



18

